

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE
L'ENVIRONNEMENT

PAR

DANY DUMONT

ÉTUDE DE LA COMPÉTITION ENTRE L'OMBLE DE FONTAINE (*Salvelinus fontinalis*)
ET LE MEUNIER NOIR (*Catostomus commersoni*): EXPÉRIENCES CONTRÔLÉES EN
NATURE

Décembre 1993

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RÉSUMÉ

L'objet de la présente recherche a été d'étudier de façon expérimentale la compétition chez l'Omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis* et le Meunier noir, *Catostomus commersoni* dans deux habitats (littoral et pélagique) de lacs du bouclier laurentien. L'influence de la variabilité saisonnière de deux facteurs importants (la nourriture et la température) sur les interactions compétitives entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir a aussi été évaluée. Pour ce faire, des ombles et (ou) des meuniers (8-11 cm) étaient introduits dans neuf enclos donnant accès à du zoobenthos en zone littorale et dans neuf enclos donnant accès à du zooplancton en zone pélagique. Comme indice de l'intensité de la compétition, la croissance en poids et le contenu en lipides associés aux viscères ont été mesurés chez les deux espèces.

Aucune évidence de compétition intra- et interspécifique pour la nourriture n'a été détectée chez l'Omble de fontaine et le Meunier noir en zone littorale: la croissance en poids et la quantité de lipides associés aux viscères des individus n'ont démontré aucune différence significative en réponse aux différentes compositions des espèces et densités de poissons. Il appert aussi que les variations dans la température et la disponibilité de la nourriture n'ont pas influencé les interactions compétitives entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir dans cet habitat. Ces résultats seraient dus à une prédation trop intense exercée par les poissons sur les proies benthiques pendant les 20 jours d'expérience en enclos. En zone pélagique, l'abondance des daphnies et *Holopedium* a été réduite de 58% à l'intérieur des enclos, en comparaison à l'extérieur. Ce résultat suggère que la surexploitation de la ressource zooplanctonique (aux fortes densités de poissons) n'a pas permis de détecter une croissance en poids et une quantité de lipides associés aux viscères dépendantes de la densité chez

aucune des espèces. Cependant, nous avons observé que l'intensité de la compétition entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir sur le zooplancton fluctuait pendant la période estivale. La présence des Ombles de fontaine a eu un impact significatif sur la croissance en poids et la quantité de lipides associés aux viscères des Meuniers noirs sous des conditions de disponibilité de la ressource zooplanctonique plus limitante au mois d'août. Enfin, même si aucun effet de la température n'a été détecté sur les interactions compétitives entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir, nous avons observé son effet sur la croissance en poids des individus.

REMERCIEMENTS

En tout premier lieu, j'aimerais remercier le Docteur Pierre Magnan pour avoir dirigé mes travaux de maîtrise en Sciences de l'environnement. Par sa passion pour la recherche, il a su me communiquer la rigueur scientifique et l'analyse critique nécessaires à la poursuite de ma carrière comme biologiste. Par son exemple et ses encouragements, il m'a incité à dépasser mes propres limites et à persévérer afin de réussir.

La réalisation de ce projet n'aurait pas été possible sans l'aide de Messieurs Patrice Hamel, B. Sc., Phylippe Laurendeau, B. Sc., Philippe Bourke, B. Sc., Jean-François Duchesne, B. Sc., Grégoire Maynard, B. Sc., Stéphan Veilleux, B. Sc., Christian Sainte-Marie, B. Sc., Emmanuel Milot, B. Sc. et Mesdames Danielle Héroux, M. Sc., Dominique Brown. Leur aide sur le terrain et au laboratoire a été des plus appréciée.

J'exprime aussi mes remerciements envers M. Jean-Louis Benoît, technicien au département de chimie-biologie, pour son aide sur le terrain et son écoute attentionné qui ont maintes fois facilité la réalisation de ce projet.

En dernier lieu, je voudrais remercier le ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, en particulier M. Jacques Archambault et Mme Violette Clément, pour leur compréhension face aux exigences logistiques impliquées dans la réalisation de ce projet. Ils ont grandement facilité notre travail sur le terrain.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	x
1. INTRODUCTION	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 Revue de la littérature	4
1.2.1 Compétition interspécifique chez les poissons	4
1.2.2 Compétition asymétrique reliée à l'efficacité du comportement alimentaire.....	6
1.2.3 Fluctuations temporelles dans l'intensité de la compétition	7
1.2.4 Méthode utilisée pour détecter la compétition intra- et interspécifique	9
3. MATÉRIEL ET MÉTHODES	11
3.1 Site de l'expérience.....	11
3.2 Design expérimental.....	11
3.3 Été 1992	14
3.3.1 Expérience en enclos	14

3.3.2 Ressource alimentaire disponible	15
3.3.3 Analyses statistiques.....	16
3.4 Été 1993	17
3.4.1 Expériences en enclos	17
3.4.2 Ressource alimentaire disponible	18
3.4.3 Analyses statistiques.....	19
4. RÉSULTATS.....	20
4.1 Été 1992	20
4.1.1 Conditions abiotiques	20
4.1.2 Croissance en poids et contenu en lipides.....	20
4.1.3 Ressource zooplanctonique disponible	20
4.2 Été 1993	24
4.2.1 Conditions abiotiques	24
4.2.2 Croissance en poids	29
4.2.3 Contenu en lipides et en humidité	39
4.2.4 Ressource zooplanctonique disponible	39
5. DISCUSSION.....	47
5.1 Été 1992	47
5.1.1 Zone littorale.....	47
5.1.2 Zone pélagique	50
5.2 Été 1993	52
5.2.1 Zone littorale.....	52
5.2.2 Zone pélagique	53
CONCLUSION	57
RÉFÉRENCES.....	58

LISTE DES TABLEAUX

Tableaux	Page
1. Conditions de température (°C) de l'eau de la surface jusqu'à 5 m de profondeur durant l'expérience de 1992.....	21
2. Modèles de régression multiple pour la prédiction de la croissance en poids et la quantité de lipides associés aux viscères chez l'Omble de fontaine après 20 jours d'expérience en enclos; du 7 au 27 juillet 1992	22
3. Modèles de régression multiple pour la prédiction de la croissance en poids et la quantité de lipides associés aux viscères chez le Meunier noir après 20 jours d'expérience en enclos; du 7 au 27 juillet 1992	23
4. Modèles de régression multiple pour la prédiction de la longueur et la densité moyennes des deux principaux genres de cladocères retrouvés à l'intérieur des enclos après 20 jours d'expérience en enclos; du 7 au 27 juillet 1992	25
5. Conditions de température (°C) de l'eau de la surface jusqu'à 5 m de profondeur durant les expériences de 1993.....	28

6. Poids moyen des ombles de fontaine au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 22 juin au 12 juillet 1993.....	30
7. Poids moyen des ombles de fontaine au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 13 août au 2 septembre 1993	31
8. Poids moyen des ombles de fontaine au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 10 septembre au 30 septembre 1993.....	32
9. Poids moyen des meuniers noirs au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 22 juin au 12 juillet 1993.....	33
10. Poids moyen des meuniers noirs au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 13 août au 2 septembre 1993	34
11. Poids moyen des meuniers noirs au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 10 septembre au 30 septembre 1993.....	35
12. Croissance moyenne des ombles de fontaine dans chacun des habitats pour chacune des trois expériences; été 1993.....	37
13. Croissance moyenne des meuniers noirs dans chacun des habitats pour chacune des trois expériences; été 1993.....	38

14. Poids moyen des lipides associés aux viscères des ombles de fontaine et des meuniers noirs après 20 jours d'expérience en enclos; du 22 juin au 12 juillet 1993.....	40
15. Pourcentage d'humidité contenue dans la carcasse des ombles de fontaine et des meuniers noirs après 20 jours d'expérience en enclos; du 22 juin au 12 juillet 1993.....	41
16. Poids moyen des lipides associés aux viscères des ombles de fontaine et des meuniers noirs après 20 jours d'expérience en enclos; du 13 août au 2 septembre 1993.....	42
17. Pourcentage d'humidité contenue dans la carcasse des ombles de fontaine et des meuniers noirs après 20 jours d'expérience en enclos; du 13 août au 2 septembre 1993.....	43
18. Variation saisonnière dans l'abondance des proies invertébrées retrouvées dans les habitats littoraux.....	49

LISTE DES FIGURES

Figures	Page
1. Représentation schématique des enclos de la zone littorale (0-1.5 m de profondeur) et de la zone pélagique (0-6 m de profondeur dans 8 m de profondeur).....	13
2. Longueur et densité moyennes des deux principaux genres de cladocères retrouvés à l'intérieur et à l'extérieur des enclos utilisés en zone pélagique au lac Brisé; juillet 1992.....	27
3. Longueur et densité moyennes des deux principaux genres de cladocères retrouvés au lac De la Tête à l'été 1993.....	45

1. INTRODUCTION

1.1 Problématique

Plusieurs facteurs peuvent influencer le comportement alimentaire chez des individus d'une population de poissons tels que le risque de prédation (Werner et Hall, 1988), la température (Persson, 1986) et la compétition intra- et interspécifique (Magnan et FitzGerald, 1982; Hanson et Leggett, 1985; Persson, 1986, 1987a; Magnan, 1988; Tremblay et Magnan, 1991). La perturbation d'une communauté de poissons, suite à l'introduction d'un compétiteur supérieur par exemple, peut conduire à une intensification de la compétition entre les espèces résidentes (Hanson et Leggett, 1985), ce qui résulte souvent en un changement de niche, un déplacement de caractère et une réduction de la biomasse des espèces (Persson, 1987a, c; Magnan, 1988, 1989).

Un des mécanismes impliqués dans un changement de niche est l'exploitation plus efficace d'une ressource par une des espèces en cause, ce qui peut conduire à l'apparition d'une compétition dite asymétrique (i.e. que l'effet d'une espèce A sur une espèce B est supérieur à l'effet de l'espèce B sur l'espèce A) (Connell, 1983; Persson, 1985, 1987b, c). Des études menées en milieu naturel ont démontré que lorsque des espèces coexistent, elles tendent à se répartir les ressources alimentaires selon leur capacité à exploiter différents types de proies (Gatz, 1979; Magnan et FitzGerald, 1984).

Des études récentes ont démontré que l'introduction du Meunier noir¹, *Catostomus commersoni*, par les pêcheurs sportifs a un impact significatif sur les populations d'ombles

¹L'emploi d'une majuscule ou d'une minuscule pour le nom générique suit la recommandation de Chabot et David (1986).

de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, du bouclier laurentien: on observe (1) une diminution de la production (Magnan, 1988, 1989; Tremblay et Magnan, 1991), (2) un changement de niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton (Magnan, 1988, 1989; Tremblay et Magnan, 1991), (3) un déplacement de l'habitat de la zone littorale à la zone pélagique (Tremblay et Magnan, 1991), (4) une augmentation de la longueur des branchicténies et des caeca pyloriques (Magnan, 1988, 1989; Magnan et Stevens, 1993) et (5) une diminution des taux journaliers de consommation (Héroux et Magnan, données non publiées). Magnan (1989) a proposé que les mécanismes responsables du changement de niche alimentaire observé chez l'Omble de fontaine vivant en sympatrie avec le Meunier noir étaient reliés aux différences dans la morphologie et le comportement d'alimentation entre les deux espèces. Les ombles de fontaine possèdent des branchicténies longues et nombreuses ainsi qu'une bouche en position terminale, leur procurant une meilleure adaptation pour se nourrir de zooplancton tandis que les meuniers noirs possèdent une bouche infère protractile et un comportement d'alimentation (filtrent les sédiments) qui leur permettent d'utiliser les proies situées sur le fond plus efficacement que les ombles de fontaine. De plus, une étude faite par Tremblay et Magnan (1991) a permis d'observer que les meuniers noirs de longueur inférieure à 20 centimètres pouvaient consommer de 8.1 à 48.9% de zooplancton en poids sec (contenu stomacal), ce qui laisse supposer la possibilité d'une compétition alimentaire entre l'Omble et le Meunier se situant non seulement au niveau du zoobenthos, mais aussi au niveau du zooplancton.

Ainsi, à partir des différences dans le comportement d'alimentation et la morphologie fonctionnelle entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir, nous formulons les trois prédictions suivantes: (1) les ombles de fontaine seront des compétiteurs supérieurs en zone pélagique (alimentation sur le zooplancton), (2) les meuniers noirs seront des compétiteurs supérieurs en zone littorale (alimentation sur le zoobenthos) et (3) les différentes stratégies utilisées par l'Omble et le Meunier pour exploiter le zoobenthos pourraient conduire à une

asymétrie dans la compétition, cette asymétrie favorisant le compétiteur le mieux adapté pour se nourrir de proies benthiques qui semblent les proies préférées des deux espèces et qui contiennent plus d'énergie que les organismes zooplanctoniques pour un même poids (Tremblay et Magnan, 1991).

Chez les poissons, la température est susceptible d'avoir un effet sur les relations de compétition dû au fait que différentes espèces possèdent des températures optimales souvent très différentes pour la croissance. L'Omble de fontaine et le Meunier noir possèdent respectivement un préférendum thermique final (i.e. la température autour de laquelle les poissons vont éventuellement graviter lorsque placés dans un gradient thermique, sans égard à leur acclimatation précédente) de 16 et 21°C (voir Lacasse et Magnan, 1993). Nous prédisons donc que ce facteur aura un effet sur les interactions entre ces deux espèces, en particulier lorsque la température de l'épilimnion s'élève durant l'été.

Jusqu'à maintenant, aucune méthode directe telle que les expériences contrôlées en milieu naturel n'a été utilisée pour comparer la capacité de chacune de ces deux espèces à s'alimenter sur du zoobenthos ou du zooplancton dans ce système d'étude. De plus, comme la présence du Meunier noir dans les lacs du bouclier laurentien est le résultat d'introductions par des pêcheurs sportifs, il n'y a pas de lacs contenant seulement du Meunier et ainsi, il n'est pas possible d'évaluer l'effet mutuel d'une espèce sur l'autre (i.e. l'ampleur de l'asymétrie de la compétition) par des comparaisons entre les lacs. Le présent projet a donc consisté à étudier de façon expérimentale (enclos en nature) la compétition chez l'Omble de fontaine et le Meunier noir. De façon plus spécifique, les objectifs de ce projet ont été de comparer, pour chacun des habitats (littoral et pélagique) et pour trois périodes de l'année (mois de juillet, août et septembre), (1) la croissance en poids et le contenu en lipides associés aux viscères chez les deux espèces et (2) l'influence de la variabilité saisonnière de deux facteurs importants (la nourriture et la température) sur la variation des paramètres étudiés.

1.2 Revue de la littérature

1.2.1 Compétition interspécifique chez les poissons

La compétition peut avoir une importance majeure dans la structuration des écosystèmes naturels (Schoener, 1982). De plus, la présence de la compétition interspécifique se manifeste souvent par une répartition des ressources entre les espèces (Vollestad, 1985). Une évidence que la compétition interspécifique se produit en milieu naturel nous est fournie lorsque le changement de niche de l'espèce résidente est causé par l'introduction d'une seconde espèce, lorsqu'un déplacement de caractère est observé et quand il est démontré qu'une ressource, comme la nourriture, est retrouvée en quantité limitée (Magnan, 1988; Thomson, 1980). De plus, si cette compétition interspécifique est importante, on peut s'attendre à observer une réduction dans le nombre ou dans la biomasse totale de l'espèce résidente suite à l'introduction de nouvelles espèces (Werner, 1986) et ce, à l'intérieur d'une période de temps relativement courte (Hanson et Leggett, 1985).

Bien que les études traitant des interactions entre les espèces soient nombreuses, les interactions entre les espèces taxonomiquement distantes (i.e. appartenant à des genres différents) ont reçu peu d'attention de la part des chercheurs (Diamond, 1978; Persson, 1987b; Magnan, 1989; Tremblay et Magnan, 1991). On assume généralement que les interactions sont plus intenses entre les espèces taxonomiquement parentes (i.e. appartenant au même genre) dû à leur potentiel élevé de chevauchement de niche (Persson, 1987b). En fait, les espèces taxonomiquement distantes peuvent interagir entre elles de façon intense en terme de changement de niche, de déplacement de caractère et d'impact sur la croissance ou sur la production des populations (Persson, 1987a, c; Magnan, 1988, 1989). De plus, la perturbation des communautés de poissons, suite au retrait des prédateurs et/ou des compétiteurs potentiels (*via* la pêche) ou suite à l'introduction d'un compétiteur supérieur, peut résulter en une intensification de la compétition entre les espèces présentes à l'origine

(Hanson et Leggett, 1985). Par conséquent, le succès d'une ou de plusieurs espèces introduites dans un lac résultera souvent en une réduction de la biomasse totale sur l'ensemble des espèces présentes à l'origine. Beaucoup d'études nous fournissent des évidences très claires de changement de niche, de déplacement de caractère et d'impact sur la production des populations. Un bon exemple est l'étude faite par Magnan (1988) sur 18 lacs oligotrophes du Québec. Son étude lui a permis de constater que (1) le rendement annuel moyen (kg/ha) chez l'Omble de fontaine était significativement réduit lorsque celui-ci vivait en sympatrie avec le Meunier noir, (2) l'Omble de fontaine changeait son alimentation du zoobenthos au zooplancton en présence du Meunier noir et (3) les peignes branchiaux des ombles étaient significativement plus longs dans les lacs contenant du Meunier, ce dernier résultat étant interprété comme un changement morphologique associé à une plus grande exploitation du zooplancton en sympatrie.

Une démonstration claire de la compétition requiert que les changements dans la diète ou dans le chevauchement de la diète soient accompagnés par une réduction dans le "fitness", comme par exemple le taux de croissance (Sale, 1979; Connell, 1983). Beaucoup d'études menées en milieu naturel ont utilisé le taux de croissance individuel comme mesure de l'impact de la compétition entre différentes espèces de poissons (Werner et Hall, 1976, 1977; Hanson et Leggett, 1985; Persson, 1987a, c; Persson et Greenberg, 1990a, b). De plus, chez les poissons, la littérature nous démontre que le taux de croissance varie en fonction de la densité. Hanson et Leggett (1985) ont démontré, *via* des expériences *in situ*, que la compétition interspécifique existe parmi les populations de poissons en observant que la Perchaude, *Perca flavescens* et le Crapet-soleil *Lepomis gibbosus*, avaient un effet significatif l'un sur l'autre, cet effet se traduisant par une réduction de la croissance lorsque les deux espèces se retrouvaient en situation de compétition pour la nourriture. Cette étude a aussi révélé que la réduction de la croissance observée était reliée positivement à la densité de poissons.

1.2.2 Compétition asymétrique reliée à l'efficacité du comportement alimentaire

Des études portant sur la compétition chez les animaux ont suggéré le concept de compétition asymétrique (Connell, 1983; Persson, 1985, 1987b, c). Ce type de compétition serait une règle plutôt qu'une exception (Connell, 1983; Schoener, 1983; Persson, 1985). Il est démontré que les espèces taxonomiquement distantes utilisent souvent des stratégies différentes pour exploiter une même ressource, augmentant ainsi la possibilité d'observer une compétition dite asymétrique (Connell, 1983; Persson, 1987b). Werner et Hall (1977), dans leur étude de la compétition entre deux espèces de Centrarchidae, ont observé que le Crapet vert, *Lepomis cyanellus* était capable de consommer des proies plus grandes que le Crapet arlequin, *Lepomis macrochirus* et qu'il consommait en moyenne plus de nourriture par unité de temps. Ils ont donc conclu que l'asymétrie dans le chevauchement de la taille des proies était considérable et pouvait conférer un avantage compétitif marqué pour le Crapet vert; cet avantage étant confirmé par une croissance supprimée du Crapet arlequin lorsque celui-ci était retrouvé en sympatrie.

Les approches traditionnelles ont suggéré que les variations temporelles étaient les principaux facteurs réduisant l'importance de la compétition dans la structure des communautés naturelles (e.g. Schoener, 1982; Connell, 1983). A l'opposé, les approches mécanistes, basées sur les concepts de l'écologie comportementale, ne tiennent pas compte *a priori* de l'impact des variations saisonnières sur l'intensité de la compétition (Persson et Greenberg, 1990a). Une étude récente menée par Langeland *et al.* (1991) a démontré que les dissemblances observées dans l'utilisation des ressources et de l'habitat par l'Omble chevalier, *Salvelinus alpinus* et la Truite brune, *Salmo trutta* étaient reliées à des différences dans le comportement d'alimentation (l'Omble chevalier étant plus efficace à s'alimenter de zooplancton comparativement à la Truite brune); la Truite brune étant le compétiteur supérieur en zone peu profonde du printemps jusqu'à l'automne. Plus tard, durant l'automne et tout l'hiver, l'Omble chevalier devenait le compétiteur supérieur dû à sa grande activité à des

températures et conditions de luminosité faibles. Il s'en suit donc que lorsqu'un habitat sélectionné par un animal résulte d'un changement induit par la compétition, la sélection de cet habitat peut alors être reliée à sa rentabilité relative par rapport à différents habitats disponibles (Werner et Hall, 1979; Werner et Mittelbach, 1981; Persson, 1987a).

Finalement, plusieurs modèles théoriques sur la compétition se base sur des relations symétriques. Cependant, l'inclusion du facteur "asymétrie de la compétition" dans les modèles pourrait conduire à des prédictions sur la dynamique des populations qui seraient non seulement différentes de celles obtenues par les modèles traditionnels, mais qui seraient aussi plus réalistes (Hamrin et Persson, 1986).

1.2.3 Fluctuations temporelles dans l'intensité de la compétition

Depuis la dernière décennie, plusieurs débats ont eu lieu sur l'importance des fluctuations temporelles dans l'intensité de la compétition dans les communautés naturelles (e.g., Diamond, 1978; Connell, 1983; Roughgarden, 1983; Schoener, 1982, 1983; Simberloff, 1983; Strong, 1983). Seulement un article a traité de la variabilité temporelle dans les processus de compétition (Connell, 1983). Quelques auteurs ont considéré la compétition comme étant une force relativement constante (e.g., Schoener, 1983, 1985) alors que d'autres l'ont considéré comme étant rare et intermittente (e.g., Wiens, 1977; Rotenberry, 1980). En fait, ces différents points de vue peuvent être attribués en partie à des différences dans les systèmes naturels qui ont été étudiés (Roughgarden, 1983; Strong, 1983). De façon générale, l'estimation de la variabilité temporelle dans la compétition est entravée parce que peu d'études se sont directement intéressées à ce problème (Schmitt et Holbrook, 1986).

Dans les systèmes où les ressources et les conditions environnementales fluctuent de façon saisonnière, on peut s'attendre à observer une variabilité temporelle dans la compétition à l'intérieur d'une année (Lynch, 1978). C'est le cas par exemple de la température et de la

disponibilité de la nourriture qui fluctuent de façon saisonnière dans les régions tempérées et qui peuvent influencer les interactions compétitives entre les espèces. En ce qui a trait à la disponibilité de la nourriture, de nombreuses études ont relaté ses effets sur les interactions compétitives (Werner et Hall, 1976, 1979; Schmitt et Holbrook, 1986; Prejs et Prejs, 1987; Tremblay et Magnan, 1991; Harnois *et al.*, 1992). De plus, les changements saisonniers observés dans le chevauchement de la diète peuvent être causés, en partie, par des changements dans l'utilisation de l'habitat de la part des espèces (Werner et Hall, 1976). Si tel est le cas, la flexibilité des différentes espèces à utiliser un habitat donné ainsi que leur habilité à capitaliser sur une abondance des ressources qui varient de façon saisonnière peuvent être des déterminants importants de l'abondance de ces espèces dans les communautés (Werner *et al.*, 1977). Il s'en suit donc que les effets compétitifs d'une espèce sur une autre dépendent obligatoirement de l'ampleur et de la synchronisation de leur chevauchement alimentaire et/ou spatial. Pour prédire un chevauchement, les chercheurs se doivent donc de comprendre la dynamique de l'utilisation des ressources parmi les espèces en cause (Werner et Hall, 1979). De plus, cette dynamique peut être fonction de la capacité de quête alimentaire des espèces en relation avec les fluctuations dans la disponibilité des ressources présentes dans l'environnement (Werner et Hall, 1979). Une étude de Tremblay et Magnan (1991) a démontré que le recouvrement alimentaire entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir était à son plus faible lorsque la biomasse des proies benthiques était à son plus bas niveau dans la zone littorale (i.e. en juillet). Ce résultat laisse donc supposer que l'intensité des interactions entre ces deux espèces varie en fonction de l'abondance des ressources alimentaires, ce qui suggère que la limitation des ressources est importante chez les communautés de poissons.

Pour ce qui est de la température, plusieurs études ont démontré ses effets sur l'efficacité d'alimentation chez les animaux ectothermes (Thompson, 1978; Spitze, 1985; Persson, 1986). Cependant, peu d'études ont exploré les effets de la température sur la

compétition alimentaire entre différentes espèces de poissons. Persson (1986) a démontré que la relation dans l'efficacité d'alimentation entre le Gardon, *Rutilus rutilus* et la Perchaude eurasiennne, *Perca fluviatilis* changeait en fonction de la température; le taux de capture des proies basculant en faveur du Gardon à des températures supérieures à 18°C.

Il serait donc important d'étudier directement l'influence des variations temporelles des facteurs biotiques et abiotiques sur les interactions compétitives. À court terme, cela permettrait de mieux comprendre comment les espèces se distribuent dans le temps et dans l'espace et comment elles se répartissent les ressources.

1.2.4 Méthode utilisée pour détecter la compétition intra- et interspécifique

Le rôle de la compétition comme force structurant les communautés écologiques a souvent été contesté parce que la compétition est difficile à détecter dans les communautés naturelles (e.g. Schoener, 1982; Connell, 1983). Plusieurs recherches ont utilisé des méthodes indirectes (par exemple des études comparant le chevauchement de la diète entre des espèces retrouvées en allopatrie et sympatrie) pour détecter et quantifier l'intensité de la compétition intra- et interspécifique (Nilsson et Northcote, 1981; Magnan et FitzGerald, 1982; Magnan, 1988; Tremblay et Magnan, 1991). Un désavantage des méthodes indirectes est qu'elles ne peuvent pas distinguer entre les effets dus à la compétition et les effets dus aux variations naturelles dans la disponibilité des proies dans le temps ou parmi les sites (Hanson et Leggett, 1986). Toutefois, si l'on vérifie au départ que les principales conditions biotiques et abiotiques sont comparables d'un lac à l'autre, cette approche s'avère très valable, surtout si l'analyse des ressources disponibles peut être réalisée parallèlement à l'expérimentation dans chacun des habitats (Tremblay et Magnan, 1991). La comparaison de populations sympatriques et allopatriques permet donc, dans un premier temps, d'aller vérifier en milieu naturel si des différences significatives sont observables dans le patron d'utilisation des ressources entre deux espèces.

Une revue de la littérature menée par Connell (1983) nous révèle que les expériences en milieu naturel, comparant l'effet du changement de l'abondance d'un compétiteur potentiel A par rapport à un autre compétiteur B, nous permettent d'observer différentes réponses qui sont habituellement (1) un changement dans la densité, (2) un changement du taux de croissance, de mortalité, etc. qui pourraient affecter la densité ou (3) un changement de niche. Ce type d'expérience nous permet de détecter la compétition interspécifique, mais pour ce qui est des changements obtenus dans la densité ou dans le taux de croissance, une interprétation alternative pourrait être soulevée puisqu'une réponse semblable ou plus grande pourrait être observée chez le compétiteur B avec un changement similaire de sa propre densité. En d'autres mots, la compétition intraspécifique pourrait être égale ou plus forte que la compétition interspécifique.

L'expérience contrôlée en nature est une approche qui permet de mettre en évidence l'effet d'une espèce potentiellement compétitrice sur une autre (Sale, 1979; Hanson et Leggett, 1986; Werner, 1986). À titre d'exemple, cette méthode permet (1) de mesurer l'impact de la compétition sur les différents individus et (2) de déterminer si la compétition se manifeste de façon symétrique ou asymétrique entre les espèces. Donc, la méthode la plus directe pour détecter la compétition est l'expérience contrôlée en nature (Schoener, 1983; Connell, 1983) où l'on compare la capacité de différentes espèces, retrouvées seules ou ensemble, à s'alimenter sur différents types de proies (Johansson, 1987). De plus, l'expérience contrôlée en nature, où la densité de chacune des espèces varie, a comme principal avantage de révéler la densité au-dessus de laquelle la compétition intra- et interspécifique commence à se manifester.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1 Site de l'expérience

Dans cette étude, l'existence et l'ampleur de la compétition intra- et interspécifique chez l'Ombre de fontaine et le Meunier noir ont été évaluées à l'été 1992 tandis que l'influence de la variabilité de la nourriture et de la température sur les interactions interspécifiques entre les deux espèces a été évaluée à l'été 1993. Les expériences se sont déroulées au lac Brisé à l'été 1992 et au lac De la Tête à l'été 1993. Ces deux lacs sont situés dans la Réserve Mastigouche (46° 40' N; 73° 35' O), à environ 100 km au nord de Trois-Rivières, Québec. Les lacs Brisé et De la Tête sont typiques des petits lacs oligotrophes des régions tempérées en ce qui concerne leur superficie (36.6 et 23.1 ha), profondeur moyenne (3.9 et 7.2 m), conductivité (19.1 et 24.4 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), transparence du disque de Secchi (3.9 et 4.0 m), stratification thermique et concentration en oxygène (Lacasse et Magnan, 1992). Outre la présence de l'Ombre de fontaine et du Meunier noir, ces deux lacs contiennent du Mulet à cornes, *Semotilus atromaculatus* et du Ventre rouge du nord, *Phoxinus eos*.

3.2 Design expérimental

Neuf enclos (3m x 4m x 3m) et (3m x 4m x 6m), fabriqués avec du filet à seine (mailles 9.5 mm), ont été placés respectivement dans les zones littorale et pélagique (Figure 1). Les neuf enclos de la zone littorale ont été placés l'un à la suite de l'autre parallèlement à la ligne de rivage. Les enclos littoraux ne possédaient pas de fond afin de permettre aux poissons d'accéder à la ressource benthique. Ces enclos possédaient une base en aluminium (2 mm d'épaisseur x 15 cm de hauteur). Les bases étaient enfoncées à une profondeur

Figure 1

Représentation schématique des enclos de la zone littorale (0-1.5 m de profondeur) et de la zone pélagique (0-6 m de la surface dans 8 m de profondeur)

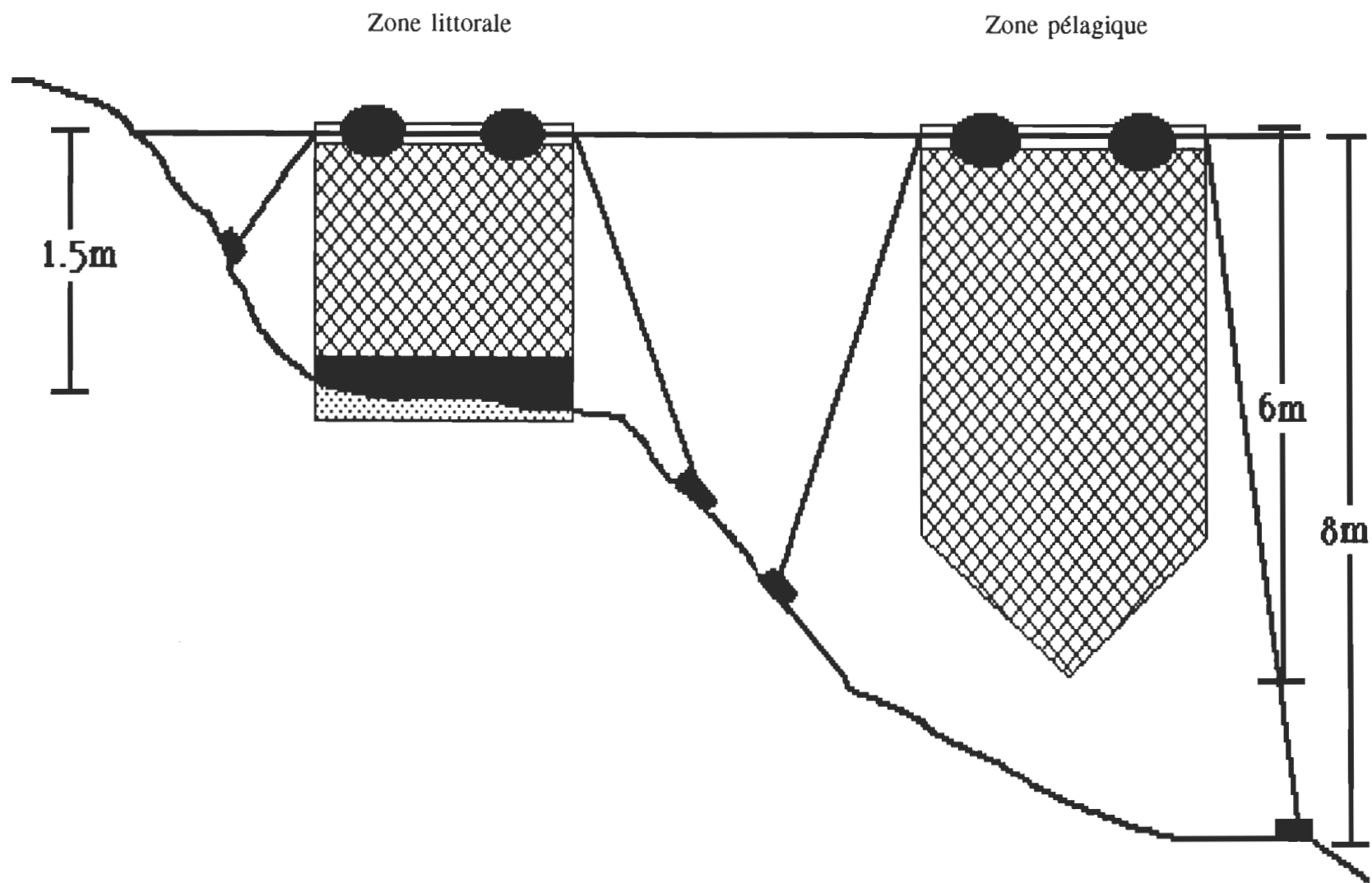


Figure 1. Représentation des enclos de la zone littorale (0-1.5 m de profondeur) et de la zone pélagique (0-6 m de la surface dans 8 m de profondeur).

d'environ 15 cm dans le substrat (matière organique en décomposition) prévenant ainsi les autres poissons du lac et les invertébrés de pénétrer à l'intérieur des enclos. Les neuf enclos ont été ancrés entre 1.0 et 1.5 mètres de profondeur. Les enclos de la zone pélagique ont été placés dans au moins 8 m de profondeur et possédaient un fond. Ces derniers permettaient le passage du zooplancton de l'extérieur vers l'intérieur et *vice-versa*. De plus, les filets formant les parois des enclos étaient vérifiés aux deux jours et nettoyés si la présence de périphyton était détectée. Enfin, tous les enclos étaient recouverts d'un filet pour éliminer la prédation par les oiseaux et l'accès aux insectes terrestres.

3.3 Été 1992

3.3.1 Expérience en enclos

Les ombles de fontaine juvéniles (1+) utilisés dans l'expérience provenaient d'une souche indigène (Réserve Mastigouche) produite en pisciculture. Les meuniers noirs juvéniles (1+) indigènes ont pour leur part été capturés au lac Mastigou situé dans la Réserve Mastigouche. Le premier jour de l'expérience, tous les poissons ont été pesés individuellement (poids humide ± 0.1 g) avant d'être assignés dans chacun des enclos de façon aléatoire. Dans cette expérience, les individus n'étaient pas marqués individuellement. Dans chacune des zones, trois enclos contenaient seulement des ombles de fontaine, trois autres enclos contenaient seulement des meuniers noirs et trois autres contenaient des ombles et des meuniers à des densités de 5, 10 et 20 g/m² respectivement. Cet agencement des densités simulait une compétition intraspécifique constante entre les enclos sympatriques (i.e. contenant de l'Ombre de fontaine et du Meunier noir) et allopatriques (i.e. contenant de l'Ombre de fontaine ou du Meunier noir) (Werner et Hall, 1977a). La durée de l'expérience a été de 20 jours, soit du 7 au 27 juillet inclusivement. Tout au long de l'expérience, les poissons morts ont été remplacés par des individus de poids semblable qui étaient marqués

individuellement avant le remplacement. Le jour de la récolte, tous les poissons ont été identifiés à l'enclos approprié, pesés et gelés immédiatement à l'aide de glace carbonique. Au laboratoire, le tractus digestif des poissons a été vidé de son contenu et les organismes retrouvés dans l'estomac et l'intestin ont été recueillis séparément et préservés dans une solution de formaldéhyde 10%. Le changement en poids des poissons a été calculé pour chacun des enclos et les lipides associés aux viscères ont été extraits en utilisant la méthode de Folch *et al.* (1956) modifiée par Ways et Hanahan (1964) (voir Christie, 1973).

Des mesures de température (°C) et d'oxygène dissous (ppm) ont été prises à l'intérieur et à l'extérieur des enclos à l'aide d'un Hydrolab surveyor II (modèle SVR2) au début, au milieu et à la fin de l'expérience.

3.3.2 Ressource alimentaire disponible

Le zooplancton a été échantillonné à la fin de l'expérience. Un échantillon de zooplancton a été prélevé à l'intérieur et à l'extérieur des enclos de la zone pélagique de façon à vérifier (1) si la structure de la communauté zooplanctonique (qualitativement et quantitativement) était semblable entre les enclos et (2) si les ombles et les meuniers introduits dans les enclos avaient accès à la même ressource alimentaire que les ombles et les meuniers indigènes retrouvés dans le lac. Le zooplancton a été échantillonné par l'entremise d'un trait vertical de 4.5 m de profondeur effectué à l'aide d'un filet à plancton Wisconsin (12 cm de diamètre, mailles 80 µm). Les organismes étaient par la suite conservés dans de l'éthanol 70%. Au laboratoire, tous les organismes recueillis ont été identifiés au genre, comptés et mesurés (± 0.01 mm) à l'aide d'un micromètre oculaire monté sur binoculaire (40X). L'analyse qualitative et quantitative du zoobenthos demandant un travail considérable et dû à des contraintes de temps, des données de la littérature ont été utilisées pour interpréter les résultats.

3.3.3 Analyses statistiques

Un des objectifs de cette étude était d'évaluer l'intensité de la compétition intra- et interspécifique chez l'Omble de fontaine et le Meunier noir en manipulant la densité de ces deux espèces dans neuf enclos donnant accès au zoobenthos en zone littorale et neuf enclos donnant accès au zooplancton en zone pélagique. Cependant, des introductions accidentelles de meuniers noirs et de mulets à cornes dans trois enclos de la zone littorale ont rendu cette partie de l'étude difficile à évaluer. Cela explique pourquoi nous avons utilisé l'approche des régressions multiples plutôt que l'analyse de variance à deux critères de classification pour tester la compétition intra- et interspécifique chez les deux espèces. L'analyse de régression nous a permis d'inclure l'effet des introductions accidentelles le long d'un continuum (par poids) pour évaluer l'effet des espèces et densités de poissons sur la réponse des différentes variables. Des analyses de régression multiple (réalisées avec le logiciel SPSS X.4) ont été utilisées pour évaluer l'effet des densités d'ombles de fontaine et/ou de meuniers noirs (variables indépendantes) sur le poids moyen (croissance) et les lipides associés aux viscères (variables dépendantes), pour les individus retrouvés dans les enclos littoraux et pélagiques. Nous avons aussi évalué l'effet des densités d'ombles de fontaine et/ou de meuniers noirs sur la longueur moyenne et le nombre total des organismes zooplanctoniques retrouvés à l'intérieur des enclos pélagiques. La colinéarité entre les variables indépendantes était évaluée par un examen des coefficients de corrélation. La distribution des résidus, des fréquences relatives cumulées et des résidus partiels a été utilisée pour déterminer si les conditions d'application de la régression linéaire étaient satisfaites (i.e. la normalité, la linéarité et l'homoscédasticité des résidus). Lorsque ces conditions n'étaient pas satisfaites, des transformations log (x) étaient effectuées sur les données.

Enfin, nous avons vérifié si les poissons introduits dans les enclos pélagiques avaient accès à la même ressource alimentaire que ceux retrouvés dans le lac. Étant donné qu'aucun effet des espèces et densités de poissons n'a été détecté sur la structure des populations de

cladocères retrouvés à l'intérieur des enclos, la longueur moyenne et la densité des organismes retrouvés à l'intérieur et à l'extérieur des enclos ont été comparées afin de déterminer si les poissons introduits dans les enclos pélagiques avaient accès à la même ressource zooplanctonique que ceux retrouvés dans le lac. Le test de Student a été effectué sur les longueurs moyennes et les densités calculées pour chacun des échantillons pris séparément, i.e. moyenne des neuf valeurs de longueur moyenne et de densité pour les organismes zooplanctoniques retrouvés à l'intérieur des enclos et moyenne des sept valeurs de longueur moyenne et de densité pour ceux retrouvés à l'extérieur. La normalité de la distribution des longueurs moyennes et des nombres totaux a été vérifiée à l'aide d'un test de Kolmogorov-Smirnov et l'homogénéité des variances à l'aide d'un test de F_{\max} (Sokal et Rohlf, 1981). Lorsque ces conditions n'étaient pas satisfaites, des transformations $\log(x)$ étaient effectuées sur les données.

3.4 Été 1993

3.4.1 Expériences en enclos

À l'été 1993, les ombles de fontaine (1+) et les meuniers noirs (1+) utilisés dans les expériences étaient de même provenance qu'en 1992. Le premier jour des expériences, tous les poissons ont été pesés (poids humide ± 0.1 g) individuellement avant d'être assignés dans chacun des enclos de façon aléatoire. De plus, tous les poissons ont été marqués individuellement et traités au vert malachite oxalate (fongicide) avant chaque introduction. La répartition des poissons dans chacune des zones s'est effectuée de la même façon qu'à l'été 1992 sauf qu'une seule densité fut utilisée, soit 5 g/m^2 . Pour chacune des zones, nous étions donc en présence de 9 populations expérimentales lesquelles renfermaient trois réplicats de chacune des situations rencontrées (sympatrie ou allopatrie) pour chacune des espèces. Trois expériences d'une durée de 20 jours chacune ont été menées à trois

périodes différentes durant l'année soit du 22 juin au 12 juillet inclusivement pour la première expérience, du 13 août au 2 septembre inclusivement pour la deuxième et du 10 au 30 septembre inclusivement pour la troisième. Le suivi des individus a été mené comme à l'été 1992. À la fin de chaque expérience, tous les poissons ont été identifiés individuellement à l'enclos approprié, pesés et gelés immédiatement à l'aide de glace carbonique. Au laboratoire, le changement en poids de chaque poisson a été calculé pour chacun des enclos. Le contenu du tractus digestif des individus a été traité comme à l'été 1992 et la quantité de lipides associés aux viscères des poissons a été évaluée à l'aide de la méthode décrite pour l'été 1992. En complément, le contenu en humidité associée à la carcasse (poisson entier moins les organes internes) des individus a été évalué. Mentionnons ici que les réserves en lipides et le pourcentage d'humidité des poissons du mois de septembre n'ont pas été évalués. La carcasse humide des individus était pesée (± 0.0001 g) et séchée pendant 48 h à 60 °C. Par la suite, le contenu en humidité était estimé à l'aide de la formule suivante:

$$\frac{(\text{poids humide carcasse} - \text{poids sec carcasse}) \times 100}{\text{poids humide carcasse}}$$

Des mesures de température (°C) et d'oxygène dissous (ppm) ont aussi été prises à l'intérieur et à l'extérieur des enclos à l'aide d'un Hydrolab surveyor II (modèle SVR2) au début, au milieu et à la fin de chacune des expériences.

3.4.2 Ressource alimentaire disponible

À l'été 1993, cinq échantillons de zooplancton ont été prélevés à l'extérieur des enclos à chacune des trois expériences (juillet, août et septembre) afin d'estimer la variabilité saisonnière dans la taille et la densité des organismes zooplanctoniques. La technique d'échantillonnage choisie fut la même que celle utilisée en 1992. Au laboratoire, tous les organismes ont été identifiés au genre, comptés et mesurés comme à l'été 1992.

3.4.3 Analyses statistiques

Les poissons des enclos appartenant à chacune des situations rencontrées (allopatric et sympatric) ont été regroupés par expériences (juillet, août et septembre) et par zones (littoral et pélagique). Les changements en poids des individus, la quantité de lipides associés aux viscères et le pourcentage d'humidité associée à la carcasse (après 20 jours d'expérience) ont été comparés à l'aide d'un test de Student entre les individus d'une même espèce retrouvés en situation de sympatric et d'allopatric.

Une analyse de variance à un critère de classification a été utilisée afin de comparer, pour chacune des espèces et chacune des zones, le changement en poids des individus entre les différentes expériences (juillet, août et septembre). Pour chacune des expériences et espèces, les poissons des situations sympatric et allopatric étaient regroupés *a posteriori* si, le test de Student n'avait révélé (1) aucune différence significative dans la croissance individuelle et (2) aucune différence significative dans le poids des lipides associés aux viscères, entre les poissons de ces deux groupes. Si des différences significatives étaient observées dans le taux de croissance des poissons entre les différentes expériences (juillet, août et septembre), un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls était utilisé pour discriminer les différences entre les moyennes.

Enfin, la longueur moyenne et la densité des organismes zooplanctoniques retrouvés à chacune des expériences (juillet, août et septembre) ont été comparées à l'aide d'une analyse de variance à un critère de classification suivie d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls.

La normalité de la distribution des données brutes a été vérifiée à l'aide d'un test de Kolmogorov-Smirnov et l'homogénéité des variances à l'aide d'un test de F_{\max} (Sokal et Rohlf, 1981). Lorsque ces conditions n'étaient pas satisfaites, des transformations $\log(x+1)$ étaient appliquées sur les changements en poids et \sqrt{x} sur le poids des lipides associés aux viscères et le pourcentage d'humidité associée à la carcasse des poissons.

4. RÉSULTATS

4.1 Été 1992

4.1.1 Conditions abiotiques

Durant l'expérience, la concentration en oxygène dissous à l'intérieur et à l'extérieur des enclos était semblable et a varié de 9.00 ppm en surface à 4.89 ppm à une profondeur de 5 m. La température a peu fluctué pendant l'expérience avec une moyenne s'établissant autour de 21°C en zone littorale (Tableau 1).

4.1.2 Croissance en poids et contenu en lipides

Le taux de mortalité des spécimens a été négligeable durant cette expérience (ne dépassant pas 5%). Aucun comportement agonistique entre les deux espèces n'a été observé durant l'expérience. Que ce soit en zone littorale ou pélagique, l'approche des régressions multiples n'a révélé aucun effet significatif des espèces et des densités de poissons sur la croissance en poids et les lipides associés aux viscères pour l'Ombre de fontaine et le Meunier noir (Tableaux 2 et 3). Les résultats indiquent que les deux espèces ont perdu du poids en zone littorale comparativement à un gain en poids en zone pélagique.

4.1.3 Ressource zooplanctonique disponible

La communauté zooplanctonique du lac Brisé était principalement composée de crustacés appartenant aux classes des cladocères (*Daphnia* et *Holopedium*), ostracodes et copépodes. Les genres *Daphnia* et *Holopedium* étant les types de proies zooplanctoniques

Tableau 1: Conditions de température (°C) de l'eau de la surface jusqu'à 5 m de profondeur durant l'expérience de 1992. Moyenne \pm 1 E.T. entre parenthèses.

Profondeur (m)	Juillet			Moyenne
	9	16	24	
0.0	19.1	22.7	21.5	21.1 (1.9)
0.5	19.1	22.8	21.4	21.1 (1.9)
1.0	19.1	21.2	21.3	20.5 (1.2)
1.5	19.1	20.4	21.2	20.2 (1.0)
2.0	19.1	20.0	20.7	19.9 (0.8)
2.5	19.1	19.8	20.3	19.7 (0.6)
3.0	19.2	19.3	19.8	19.4 (0.3)
3.5	19.2	19.0	19.1	19.1 (0.1)
4.0	19.2	18.5	19.0	18.8 (0.4)
4.5	12.9	13.3	16.7	14.3 (2.1)
5.0	11.2	11.1	13.4	11.9 (1.2)

Tableau 2: Modèles de régression multiple pour la prédiction de la croissance en poids et la quantité de lipides associés aux viscères chez l'Omble de fontaine après 20 jours d'expérience en enclos; du 7 au 27 juillet 1992. La probabilité (p) associée à chaque variable indépendante, l'écart type des coefficients de régression (ET), le R^2 partiel associé avec chacune des variables et l'écart type de l'estimé sont aussi indiqués.

Modèle		p > t	ET	R^2	S_{xy}
<u>Littoral</u>					
Croissance en poids (g) =				42.6	1.1
-	1.607	0.2637	1.172		
-	0.011	Densité (Safo)	0.2986	0.008	
-	0.004	Densité (Caco+Seat)	0.3943	0.004	
Poids des lipides (g • 100g viscères) = humides				27.2	0.8
+	12.061	0.0001	0.867		
-	0.002	Densité (Safo)	0.5966	0.003	
-	0.006	Densité (Caco+Seat)	0.4082	0.006	
<u>Pélagique</u>					
Croissance en poids (g) =				17.9	0.8
+	0.967	0.2250	0.635		
-	0.001	Densité (Safo)	0.7653	0.004	
+	0.003	Densité (Caco)	0.4785	0.003	
Poids des lipides (g • 100g viscères) = humides				9.8	1.9
+	14.263	0.0027	1.539		
-	0.003	Densité (Safo)	0.7441	0.008	
-	0.002	Densité (Caco)	0.8345	0.010	

Safo: *Salvelinus fontinalis*

Caco: *Catostomus commersoni*

Seat: *Semotilus atromaculatus*

Tableau 3: Modèles de régression multiple pour la prédiction de la croissance en poids et la quantité de lipides associés aux viscères chez le Meunier noir après 20 jours d'expérience en enclos; du 7 au 27 juillet 1992. La probabilité (p) associée à chaque variable indépendante, l'écart type des coefficients de régression (ET), le R^2 partiel associé avec chacune des variables et l'écart type de l'estimé sont aussi indiqués.

Modèle		p > t	ET	R^2	S_{xy}
<u>Littoral</u>					
Croissance en poids (g) =				0.1	0.9
- 1.229		0.2237	0.804		
- 2.0×10^{-4}	Densité (Caco)	0.9709	4.98×10^{-3}		
- 1.7×10^{-4}	Densité (Safo)	0.9829	7.37×10^{-3}		
Poids des lipides (g • 100g viscères) = humides				10.6	3.7
+ 11.204		0.0909	4.555		
- 0.014	Densité (Caco)	0.6734	0.030		
+ 0.026	Densité (Safo)	0.5956	0.043		
<u>Pélagique</u>					
Croissance en poids (g) =				25.5	1.8
+ 1.545		0.5266	2.164		
- 0.009	Densité (Caco)	0.7013	0.021		
+ 0.012	Densité (Safo)	0.4637	0.014		
Poids des lipides (g • 100g viscères) = humides				31.4	0.9
+ 10.182		0.0009	0.774		
+ 0.007	Densité (Caco)	0.3723	0.007		
- 0.004	Densité (Safo)	0.4184	0.005		

Safo: *Salvelinus fontinalis*

Caco: *Catostomus commersoni*

les plus consommés par les ombles de fontaine et les meuniers noirs de longueur inférieure à 20 cm (Tremblay et Magnan, 1991), les analyses ont donc porté principalement sur ces deux genres. L'approche des régressions multiples n'a révélé aucun effet significatif des espèces et densités de poissons sur la longueur moyenne et le nombre total des daphnies et *Holopedium* (Tableau 4), ce qui semble contradictoire à ce que l'on observe habituellement en rapport à la prédation du zooplancton par les poissons.

Aucune différence significative n'a été observée entre la longueur moyenne des *Holopedium* retrouvés à l'intérieur et à l'extérieur des enclos ($t = 0.65$; $P > 0.525$;) (Figure 2). Par contre, les daphnies étaient significativement plus longues à l'intérieur des enclos ($t = 3.54$; $P < 0.003$). Les densités (org./m³) de *Daphnia* et *Holopedium* étaient significativement plus élevées à l'extérieur des enclos (*Daphnia*: $t = -3.43$, $P < 0.004$; *Holopedium*: $t = -5.36$, $P < 0.001$) (Figure 2).

4.2 Été 1993

4.2.1 Conditions abiotiques

La concentration en oxygène dissous a varié de la surface jusqu'à 5 m de profondeur de 9.06 à 5.02 ppm pour la première expérience, de 7.93 à 2.73 ppm pour la deuxième expérience et de 9.55 à 6.56 ppm pour la dernière expérience. Les données de température nous démontrent que les conditions thermiques ont varié d'une expérience à l'autre (Tableau 5). Les plus grands écarts types en surface (0 - 1.5m) nous indique une plus grande variabilité hebdomadaire de la température au mois de juillet comparativement au mois d'août. La température est passée de 18 à 25°C durant l'expérience menée au mois de juillet tandis qu'elle est demeurée relativement stable à 21°C pour le mois d'août. La stratification thermique était présente en zone pélagique comparativement au mois de septembre, où le

Tableau 4: Modèles de régression multiple pour la prédiction de la longueur et la densité moyennes des deux principaux genres de cladocères retrouvés à l'intérieur des enclos après 20 jours d'expérience en enclos; du 7 au 27 juillet 1992. La probabilité (p) associée à chaque variable indépendante, l'écart type des coefficients de régression (ET), le R^2 partiel associé avec chacune des variables et l'écart type de l'estimé sont aussi indiqués.

Modèle		p > t	ET	R^2	S_{xy}
<i>Daphnia</i>					
Longueur moyenne (mm) =				17.1	0.1
+ 1.246		0.0001	0.036		
- 2.4×10^{-4}	Densité (Safo)	0.3189	2.3×10^{-4}		
+ 1.2×10^{-4}	Densité (Caco)	0.6638	2.5×10^{-4}		
Densité (org./m ³) =				41.5	874.6
+ 674		0.2189	492		
+ 6.306	Densité (Safo)	0.0845	3.054		
- 1.454	Densité (Caco)	0.6860	3.425		
<i>Holopedium</i>					
Longueur moyenne (mm) =				0.02	0.53
+ 1.050		0.0265	0.337		
- 6.1×10^{-4}	Densité (Safo)	0.7571	0.00186		
+ 3.6×10^{-4}	Densité (Caco)	0.8800	0.00225		
Densité (org./m ³) =				17.7	93.7
+ 65.9		0.2573	52.7		
+ 0.370	Densité (Safo)	0.3010	0.327		
- 0.046	Densité (Caco)	0.9042	0.367		

Safo: *Salvelinus fontinalis*

Caco: *Catostomus commersoni*

Figure 2

Longueur et densité moyennes (± 1 E.T.) des deux principaux genres de cladocères retrouvés à l'intérieur et à l'extérieur des enclos utilisés en zone pélagique au lac Brisé, juillet 1992. Les colonnes accompagnées des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes tel que déterminé à l'aide d'un test de Student ($P < 0.05$). Le test de Student a été effectué sur les données transformées ($\log(x)$) sauf pour les densités moyennes des daphnies.

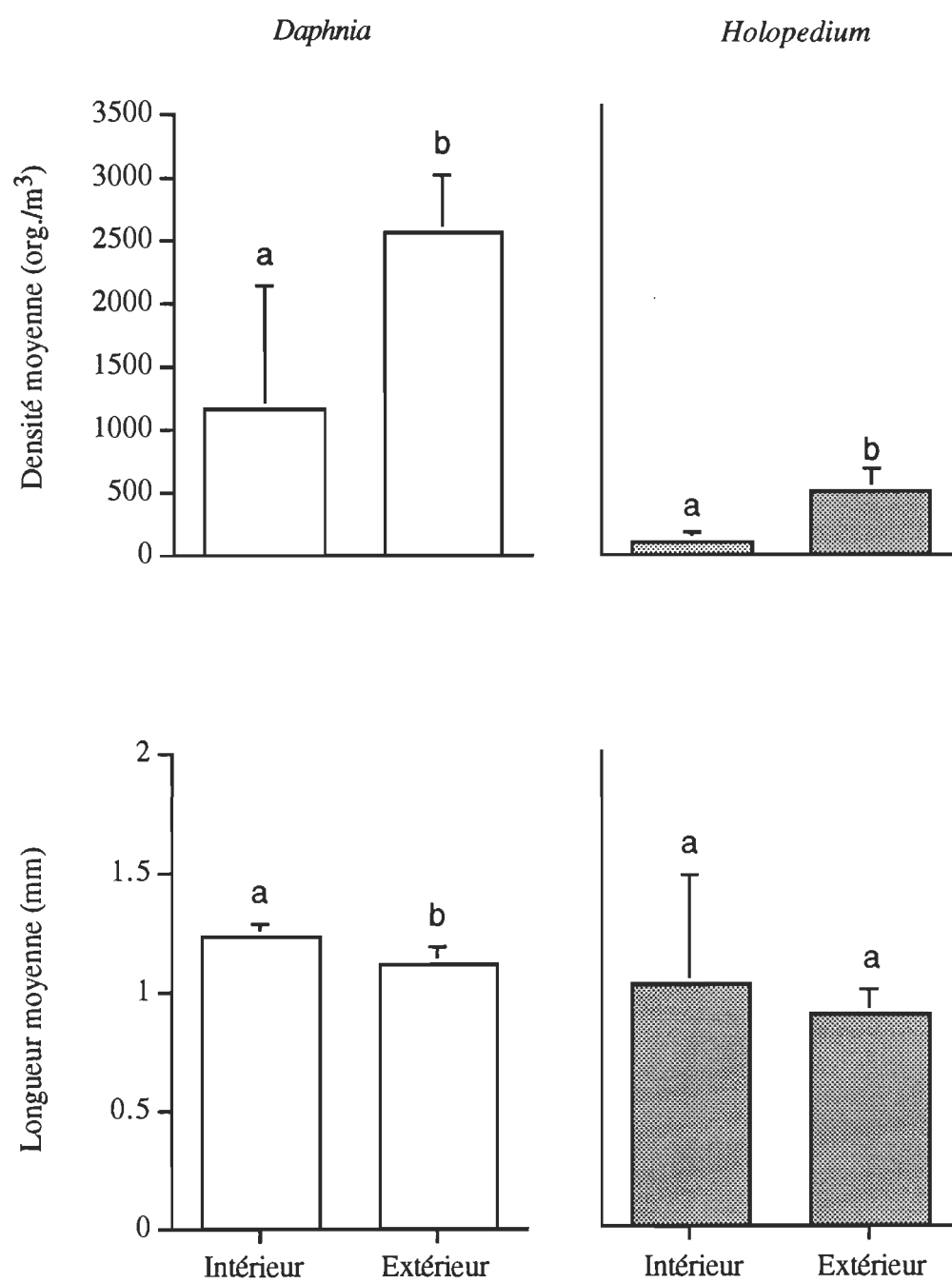


Tableau 5: Conditions de température (°C) de l'eau de la surface jusqu'à 5 m de profondeur durant les expériences de 1993. Juillet: 22 juin au 12 juillet; août: 13 août au 2 septembre; septembre: 10 au 30 septembre. Moyenne ± 1 E.T. entre parenthèses.

Profondeur (m)	Début	Milieu	Fin	Moyenne
<u>Juillet</u>				
0.0	17.7	20.5	26.8	21.7 (4.6)
0.5	17.8	20.6	26.9	21.8 (4.6)
1.0	17.8	20.4	24.0	20.8 (3.1)
1.5	17.8	19.9	23.2	20.3 (2.7)
2.0	17.8	19.6	22.2	19.9 (2.2)
2.5	17.8	18.6	19.9	18.7 (1.1)
3.0	17.3	15.5	16.5	16.4 (0.9)
3.5	12.8	14.1	14.7	13.9 (1.0)
4.0	11.2	11.7	11.0	11.6 (0.3)
4.5	9.9	9.8	10.1	9.9 (0.2)
5.0	9.9	8.9	8.9	9.2 (0.6)
<u>Août</u>				
0.0	22.5	21.7	20.2	21.5 (1.1)
0.5	22.6	21.6	20.3	21.5 (1.2)
1.0	22.4	21.4	20.3	21.4 (1.1)
1.5	22.4	21.1	20.1	21.2 (1.1)
2.0	22.0	20.1	20.1	20.7 (1.1)
2.5	21.3	19.8	19.9	20.3 (0.8)
3.0	19.4	19.4	19.2	19.3 (0.1)
3.5	17.0	17.9	17.3	17.4 (0.4)
4.0	14.7	15.1	16.3	15.4 (0.8)
4.5	12.3	12.4	13.2	12.6 (0.5)
5.0	10.6	11.0	12.0	11.2 (0.7)
<u>Septembre</u>				
0.0	16.3	--- ¹	10.9	13.6 (3.9)
0.5	16.4	---	10.9	13.6 (3.9)
1.0	16.4	13.8	10.9	13.7 (2.8)
1.5	16.4	---	10.9	13.6 (3.9)
2.0	16.4	---	10.9	13.6 (3.9)
2.5	16.4	---	10.9	13.6 (3.9)
3.0	16.4	---	10.6	13.5 (4.1)
3.5	16.4	---	10.4	13.4 (4.2)
4.0	16.0	---	10.4	13.2 (3.9)
4.5	14.1	---	10.4	12.2 (2.6)
5.0	13.1	---	10.1	11.6 (2.1)

¹ Donnée de température non disponible.

brassage automnal des eaux avait débuté avec une température constante dans toute la colonne d'eau passant de 16°C au début de l'expérience à 11°C après 20 jours.

4.2.2 Croissance en poids

À l'été 1993, les pertes de spécimens ont été de 25, 4 et 40% pour les mois de juillet, août et septembre respectivement. Au mois de juillet et septembre, les pertes enregistrées sont le résultat de notre incapacité à recapturer tous les individus retrouvés dans les enclos littoraux. Aucun comportement agonistique interspécifique n'a été observé durant les expériences. En zone littorale, aucune évidence d'interactions compétitives entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir n'a été décelée. Que ce soit au mois de juillet, août ou septembre, on observe que les ombles de fontaine ont connu une diminution de leur poids après 20 jours d'expérience, diminution qui n'a démontré aucune différence significative entre les ombles retrouvés en allopatrie et en sympatrie (Tableaux 6, 7 et 8). En juillet, les meuniers noirs ont subi une diminution en poids en sympatrie comparativement à un gain en allopatrie mais cette différence n'est pas significative (Tableau 9). En août, la diminution en poids des meuniers fut semblable avec ou sans la présence d'ombles de fontaine (Tableau 10). L'absence de données de croissance pour les meuniers noirs retrouvés en zone littorale au mois de septembre est due au fait qu'il nous a été impossible de recapturer tous les individus introduits dans les enclos (Tableau 11). Ainsi, il nous a été impossible d'estimer de façon valable l'effet de la compétition interspécifique de l'Omble de fontaine sur le Meunier noir pour cette période de l'année.

En zone pélagique, il semble que la réponse de l'Omble de fontaine et du Meunier noir ait différé face à la présence du compétiteur. Aucun impact significatif du Meunier noir sur la croissance en poids de l'Omble de fontaine n'a été décelé pour chacune des expériences (Tableaux 6, 7 et 8). Aucun effet des ombles de fontaine sur la croissance en poids des meuniers noirs n'a été observé pour les mois de juillet et septembre (Tableaux 9 et 11), ce qui

Tableau 6: Poids moyen ($g \pm 1$ E.T.) des ombles de fontaine au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 22 juin au 12 juillet 1993. Allopatrie: omble de fontaine seul; sympatrie: omble de fontaine avec meunier noir. Le test de Student a été effectué sur les données transformées ($\log (x+1)$).

	n	Poids initial	Poids final	Différence	t	dl	p
<u>Littoral</u>							
Allopatrie	12	10.5 ± 1.8	8.9 ± 1.6	-1.6 ± 0.5	-1.25	20	NS
Sympatrie	10	10.8 ± 2.3	9.6 ± 2.2	-1.2 ± 0.8			
<u>Pélagique</u>							
Allopatrie	18	10.3 ± 2.1	13.5 ± 2.3	3.2 ± 1.1	-0.56	32	NS
Sympatrie	16	10.3 ± 2.0	13.9 ± 2.6	3.6 ± 1.2			

dl: degré de liberté

NS: $p > 0.05$

Tableau 7: Poids moyen (g \pm 1 E.T.) des ombles de fontaine au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 13 août au 2 septembre 1993. Allopatrie: omble de fontaine seul; sympatrie: omble de fontaine avec meunier noir.

	n	Poids initial	Poids final	Différence	t	dl	p
<u>Littoral</u>							
Allopatrie	14	11.7 ± 1.9	10.0 ± 1.9	-1.7 ± 0.5	-1.97	27	NS
Sympatrie	15	12.2 ± 1.4	10.9 ± 1.4	-1.3 ± 0.4			
<u>Pélagique</u>							
Allopatrie	13	11.7 ± 2.4	14.0 ± 3.7	2.3 ± 1.8	-0.87	26	NS
Sympatrie	15	12.0 ± 2.3	15.0 ± 3.5	3.0 ± 1.9			

dl: degré de liberté

NS: $p > 0.05$

Tableau 8: Poids moyen (g \pm 1 E.T.) des ombles de fontaine au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 10 au 30 septembre 1993. Allopatrie: omble de fontaine seul; sympatrie: omble de fontaine avec meunier noir.

	n	Poids initial	Poids final	Différence	t	dl	p
<u>Littoral</u>							
Allopatrie	6	15.2 ± 2.9	14.0 ± 3.6	-1.2 ± 1.0	-0.15	12	NS
Sympatrie	8	13.6 ± 3.2	12.5 ± 3.1	-1.1 ± 0.5			
<u>Pélagique</u>							
Allopatrie	12	15.3 ± 3.5	17.7 ± 4.2	2.5 ± 2.0	0.53	22	NS
Sympatrie	12	15.2 ± 3.8	17.3 ± 4.4	2.1 ± 1.3			

dl: degré de liberté

NS: p > 0.05

Tableau 9: Poids moyen ($g \pm 1$ E.T.) des meuniers noirs au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 22 juin au 12 juillet 1993. Allopatrie: meunier noir seul; sympatrie: meunier noir avec omble de fontaine. Le test de Student a été effectué sur les données transformées ($\log(x+1)$).

	n	Poids initial	Poids final	Différence	t	dl	p
<u>Littoral</u>							
Allopatrie	6	9.4 ± 3.0	10.0 ± 2.6	0.6 ± 0.9	2.10	16	NS
Sympatrie	12	9.8 ± 2.2	9.7 ± 2.0	-0.1 ± 0.6			
<u>Pélagique</u>							
Allopatrie	18	10.0 ± 2.6	14.4 ± 2.6	4.4 ± 1.5	0.18	32	NS
Sympatrie	16	10.0 ± 2.1	14.3 ± 1.8	4.3 ± 1.2			

dl: degré de liberté

NS: $p > 0.05$

Tableau 10: Poids moyen ($g \pm 1$ E.T.) des meuniers noirs au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 13 août au 2 septembre 1993. Allopatrie: meunier noir seul; sympatrie: meunier noir avec omble de fontaine.

	n	Poids initial	Poids final	Différence	t	dl	p
<u>Littoral</u>							
Allopatrie	19	8.9 ± 2.7	8.4 ± 2.5	-0.5 ± 0.5	0.87	34	NS
Sympatrie	17	9.6 ± 2.2	8.9 ± 1.9	-0.7 ± 0.8			
<u>Pélagique</u>							
Allopatrie	18	9.9 ± 1.5	13.9 ± 1.8	4.0 ± 0.8	3.77	32	< 0.001
Sympatrie	16	10.3 ± 3.0	12.9 ± 2.4	2.6 ± 1.3			

dl: degré de liberté

NS: $p > 0.05$

Tableau 11: Poids moyen ($g \pm 1$ E.T.) des meuniers noirs au début et après 20 jours d'expérience en enclos; du 10 au 30 septembre 1993. Allopatrie: meunier noir seul; sympatrie: meunier noir avec omble de fontaine. Le test de Student a été effectué sur les données transformées ($\log(x+1)$).

	n	Poids initial	Poids final	Différence	t	dl	p
<u>Littoral</u>							
Allopatrie	--- ¹	---	---	---	---	---	---
Sympatrie	---	---	---	---			
<u>Pélagique</u>							
Allopatrie	17	10.4 \pm 2.6	11.4 \pm 2.8	1.0 \pm 0.5	0.76	32	NS
Sympatrie	17	10.2 \pm 1.9	11.0 \pm 2.1	0.9 \pm 0.4			

dl: degré de liberté

¹ Donnée non disponible

NS: $p > 0.05$

n'était pas le cas en août où le gain en poids des meuniers a été significativement moins élevé en sympatrie (Tableau 10).

En zone littorale, les ombles de fontaine ont connu une diminution moyenne en poids de 1.4 et 1.5 g en juillet et août comparativement à 1.2 g en septembre, différence qui est significative ($F = 4.31$, $P < 0.018$) (Tableau 12). Chez le Meunier noir, une différence de poids a été observée entre les mois de juillet et août, cette différence se traduisant par un maintien en poids au mois de juillet comparativement à une perte en août ($t = 4.38$; $P < 0.001$) (Tableau 13).

En zone pélagique, les ombles de fontaine ont démontré une croissance en poids significativement plus élevée au mois de juillet comparativement aux mois d'août et septembre ($F = 15.56$, $P < 0.001$) (Tableau 12). Étant donné que la présence des ombles de fontaine a affecté la croissance en poids des meuniers noirs pour le mois d'août en zone pélagique, l'effet de la variabilité saisonnière des conditions du milieu sur la croissance des individus a été évalué pour chacune des situations (allopatrie et sympatrie) prises séparément. Pour cette analyse, même si les variances étaient hétérogènes (allopatrie: $F_{0.05,16,2} = 2.86 < F_{calculée} = 10.96$; sympatrie: $F_{0.05,15,2} = 2.86 < F_{calculée} = 12.82$), nous présentons néanmoins les résultats obtenus à partir du test paramétrique pour l'analyse de variance à un critère de classification puisque les échantillons présentaient des effectifs du même ordre de grandeur et que le test est très robuste et supporte une forte hétérogénéité des variances (Scherrer, 1984; Zar, 1984). Ainsi, en situation d'allopatrie, la croissance en poids des meuniers a été significativement plus élevée aux mois de juillet et août comparativement au mois de septembre ($F = 58.65$, $P < 0.001$) (Tableau 13). En sympatrie, la croissance en poids des meuniers a diminué graduellement et de façon significative de juillet à septembre passant de 4.3 à 0.9 g respectivement ($F = 49.26$, $P < 0.001$) (Tableau 13).

Tableau 12: Croissance moyenne ($g \pm 1$ E.T.) des ombles de fontaine dans chacun des habitats pour chacune des trois expériences; été 1993. Juillet: 22 juin au 12 juillet; août: 13 août au 2 septembre; septembre: 10 au 30 septembre. Les tests statistiques ont été effectués sur les données transformées ($\log(x+1)$).

	Littoral		Pélagique	
	n	Moyenne	n	Moyenne
juillet	22	-1.4 ± 0.6 a	34	3.4 ± 1.1 a
août	29	-1.5 ± 0.4 a	28	2.7 ± 1.8 b
septembre	14	-1.2 ± 0.7 b	24	2.3 ± 1.7 b

Note: Les moyennes accompagnées des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes et ont été déterminées par une analyse de variance à un critère de classification suivie d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls.

Tableau 13: Croissance moyenne ($g \pm 1$ E.T.) des meuniers noirs dans chacun des habitats pour chacune des trois expériences; été 1993. Juillet: 22 juin au 12 juillet; août: 13 août au 2 septembre; septembre: 10 au 30 septembre. Les tests statistiques ont été effectués sur les données transformées ($\log(x+1)$) sauf pour les données de croissance chez les meuniers noirs en zone pélagique.

	Littoral		Pélagique			
			Allopatrie		Sympatrie	
	n	Moyenne	n	Moyenne	n	Moyenne
juillet	18	0.1 ± 0.7^a	18	4.4 ± 1.5^a	16	4.3 ± 1.2^a
août	29	-0.6 ± 0.6^b	18	4.0 ± 0.8^a	16	2.6 ± 1.3^b
septembre	--- ¹	---	17	1.0 ± 0.5^b	17	0.9 ± 0.4^c

¹ Donnée non disponible

Note: Les moyennes accompagnées des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes et ont été déterminées par un test de Student ou par une analyse de variance à un critère de classification suivie d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls.

4.2.3 Contenu en lipides et en humidité

Que ce soit en situation de compétition ou non, l'Ombre de fontaine n'a démontré aucune différence significative dans la quantité de lipides associés aux viscères et le pourcentage d'humidité associée à la carcasse pour le mois de juillet (Tableaux 14 et 15). Pour le mois d'août, bien que la quantité de lipides associés aux viscères n'ait pas différé entre les ombles retrouvés en allopatrie et en sympatrie (Tableau 16), le pourcentage d'humidité associée à la carcasse était significativement plus élevé chez les ombles retrouvés en situation d'allopatrie (Tableau 17).

De façon générale, la présence des ombles de fontaine n'a pas influencé la quantité de lipides associés aux viscères et le pourcentage d'humidité associée à la carcasse des meuniers noirs (Tableaux 14, 15, 16 et 17), sauf pour le mois d'août en zone pélagique où la quantité de lipides associés aux viscères était significativement plus élevée chez les meuniers retrouvés en situation d'allopatrie (Tableau 16).

4.2.4 Ressource zooplanctonique disponible

Tel qu'observé au lac Brisé en 1992, les genres *Daphnia*, *Holopedium* et quelques espèces appartenant aux classes des ostracodes et copépodes étaient les principaux organismes zooplanctoniques retrouvés au lac De la Tête à l'été 1993. Pour les mêmes raisons que mentionnées précédemment, les analyses ont porté principalement sur les genres *Daphnia* et *Holopedium*. La longueur moyenne des *Daphnia* et *Holopedium* est demeurée constante durant la saison estivale (*Daphnia*: $F = 1.85$, $P > 0.200$; *Holopedium*: $F = 0.05$, $P > 0.948$) (Figure 3). Pour *Holopedium*, le nombre total d'organismes a subi une baisse significative au mois d'août comparativement aux mois de juillet ($F = 4.92$; $P < 0.028$) tandis que pour le genre *Daphnia*, comme observé chez *Holopedium*, on remarque un nombre d'organismes moins élevé au mois d'août. La densité moyenne des deux principaux genres

Tableau 14: Poids moyen des lipides associés aux viscères ($\text{g} \cdot 100\text{g} \pm 1 \text{ E.T.}$) des ombles de fontaine et des meuniers noirs après 20 jours d'expérience en enclos; du 22 juin au 12 juillet 1993. Allopatrie: omble de fontaine ou meunier noir seul; sympatrie: omble de fontaine avec meunier noir. Le test de Student a été effectué sur les données transformées ($\arcsin \sqrt{x}$).

	n	Moyenne	t	dl	p
<i>Omble de fontaine</i>					
<u>Littoral</u>					
Allopatrie	10	5.5 ± 2.0	-0.01	17	NS
Sympatrie	9	5.6 ± 1.8			
<u>Pélagique</u>					
Allopatrie	17	7.7 ± 2.9	1.49	30	NS
Sympatrie	15	6.3 ± 2.7			
<i>Meunier noir</i>					
<u>Littoral</u>					
Allopatrie	6	10.5 ± 3.2	1.64	15	NS
Sympatrie	11	8.0 ± 2.9			
<u>Pélagique</u>					
Allopatrie	12	20.5 ± 8.6	1.01	25	NS
Sympatrie	15	17.2 ± 7.0			

dl: degré de liberté

NS: $p > 0.05$

Tableau 15: Pourcentage d'humidité contenue dans la carcasse (± 1 E.T.) des ombles de fontaine et des meuniers noirs après 20 jours d'expérience en enclos; du 22 juin au 12 juillet 1993. Allopatrie: omble de fontaine ou meunier noir seul; sympatrie: omble de fontaine avec meunier noir. Le test de Student a été effectué sur les données transformées ($\arcsin \sqrt{x}$).

	n	Moyenne	t	dl	p
<i>Omble de fontaine</i>					
<u>Littoral</u>					
Allopatrie	9	58.8 ± 2.4	0.87	17	NS
Sympatrie	10	57.5 ± 3.9			
<u>Pélagique</u>					
Allopatrie	18	61.4 ± 2.4	-0.78	32	NS
Sympatrie	16	62.1 ± 2.6			
<i>Meunier noir</i>					
<u>Littoral</u>					
Allopatrie	6	57.1 ± 4.4	-0.43	15	NS
Sympatrie	11	58.0 ± 4.2			
<u>Pélagique</u>					
Allopatrie	18	62.2 ± 2.0	0.50	32	NS
Sympatrie	16	61.9 ± 1.3			

dl: degré de liberté

NS: $p > 0.05$

Tableau 16: Poids moyen des lipides associés aux viscères ($\text{g} \cdot 100\text{g} \pm 1 \text{ E.T.}$) des ombles de fontaine et des meuniers noirs après 20 jours d'expérience en enclos; du 13 août au 2 septembre 1993. Allopatrie: omble de fontaine ou meunier noir seul; sympatrie: omble de fontaine avec meunier noir. Le test de Student a été effectué sur les données transformées ($\arcsin \sqrt{x}$).

	n	Moyenne	t	dl	p
<i>Ombles de fontaine</i>					
<u>Littoral</u>					
Allopatrie	12	16.8 ± 10.9	1.02	24	NS
Sympatrie	14	12.7 ± 9.1			
<u>Pélagique</u>					
Allopatrie	13	14.4 ± 7.5	1.15	25	NS
Sympatrie	14	11.4 ± 8.0			
<i>Meunier noir</i>					
<u>Littoral</u>					
Allopatrie	18	6.2 ± 2.0	0.06	30	NS
Sympatrie	14	6.2 ± 2.4			
<u>Pélagique</u>					
Allopatrie	16	16.1 ± 2.9	2.40	26	< 0.024
Sympatrie	12	13.5 ± 2.3			

dl: degré de liberté

NS: $p > 0.05$

Tableau 17: Pourcentage d'humidité contenue dans la carcasse (± 1 E.T.) des ombles de fontaine et des meuniers noirs après 20 jours d'expérience en enclos; du 13 août au 2 septembre 1993. Allopatrie: omble de fontaine ou meunier noir seul; sympatrie: omble de fontaine avec meunier noir. Le test de Student a été effectué sur les données transformées ($\arcsin \sqrt{x}$).

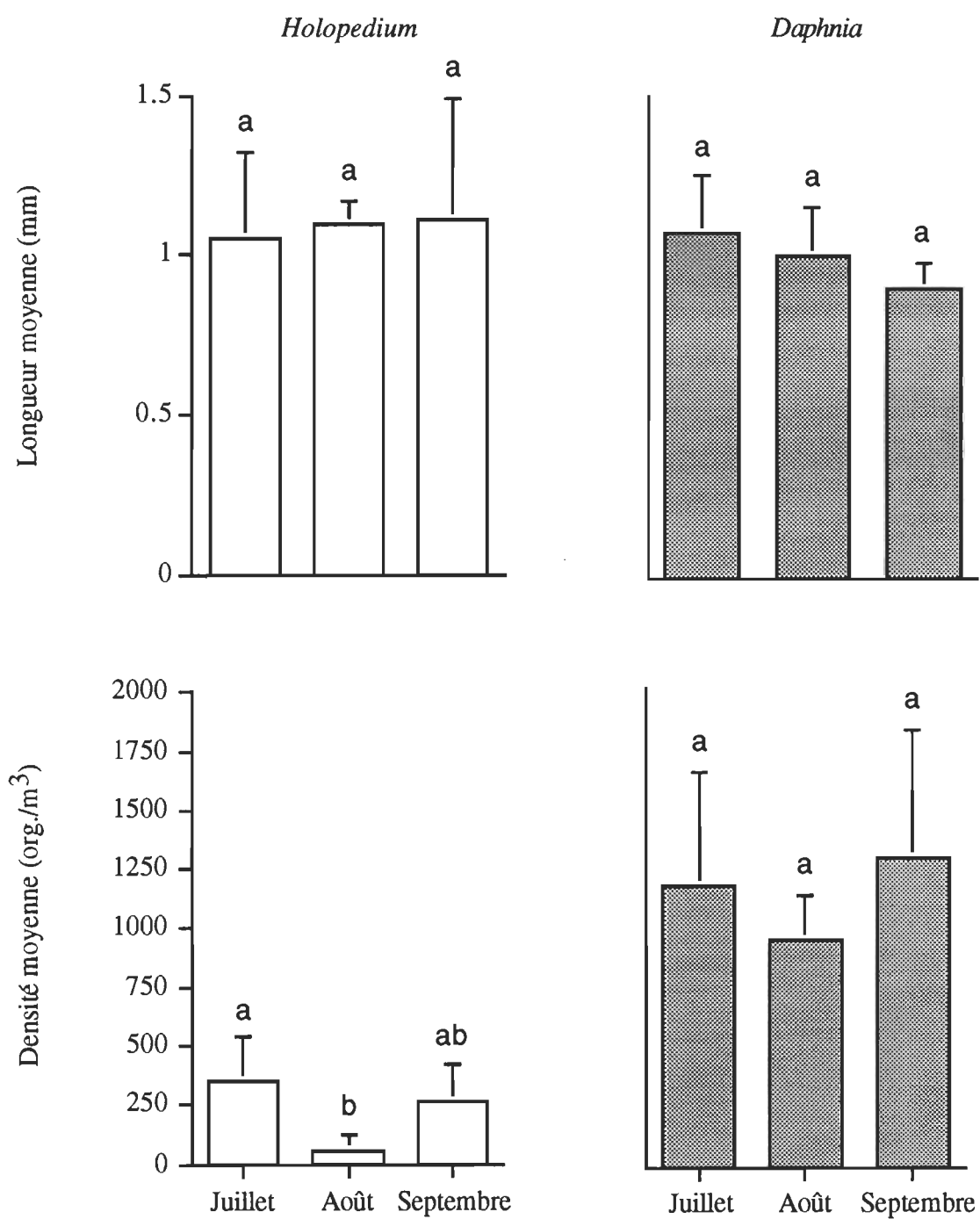
	n	Moyenne	t	dl	p
<i>Omble de fontaine</i>					
<u>Littoral</u>					
Allopatrie	14	57.0 ± 4.2	-0.83	27	NS
Sympatrie	15	58.0 ± 2.1			
<u>Pélagique</u>					
Allopatrie	13	59.6 ± 3.5	-2.23	26	p < 0.035
Sympatrie	15	62.3 ± 2.9			
<i>Meunier noir</i>					
<u>Littoral</u>					
Allopatrie	19	54.1 ± 4.3	-1.26	34	NS
Sympatrie	17	55.8 ± 3.8			
<u>Pélagique</u>					
Allopatrie	17	61.0 ± 1.8	0.62	31	NS
Sympatrie	16	60.4 ± 2.8			

dl: degré de liberté

NS: p > 0.05

Figure 3

Longueur et densité moyennes (± 1 E.T.) des deux principaux genres de cladocères retrouvés au lac De la Tête à l'été 1993. Les colonnes accompagnées des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes tel que déterminé à l'aide d'une analyse de variance à un critère de classification suivie d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls.



de cladocères s'établissait donc à environ 1000 org./m³ au mois d'août comparativement à environ 1500 org./m³ pour les mois de juillet et septembre.

5. DISCUSSION

5.1 Été 1992

5.1.1 Zone littorale

À l'été 1992, aucune évidence claire de compétition intra- et interspécifique pour la nourriture n'a été observée chez l'Ombre de fontaine et chez le Meunier noir en zone littorale. La croissance en poids et la quantité de lipides associés aux viscères des individus n'ont démontré aucune différence significative en réponse aux différentes compositions des espèces et densités de poissons rencontrés dans les enclos; les deux espèces ayant perdu du poids pendant les 20 jours d'expérience. Chez les poissons, la croissance est généralement considérée comme un bon indicateur des effets nets du stress, causé par différentes conditions environnementales, sur les processus métaboliques (Niimi et Beamish, 1974). Dans des circonstances où les conditions environnementales diminuent l'efficacité avec laquelle l'énergie est accumulée, un mécanisme compensatoire peut s'opérer *via* une augmentation de la consommation de la nourriture (Beamish *et al.*, 1975). Pour l'Ombre de fontaine, les conditions de température observées aux mois de juillet étaient de 6°C supérieures à la température optimale pour la croissance de l'espèce qui se situe autour de 14°C (voir Lacasse et Magnan, 1993). Ainsi, les ombles auraient dû répondre à une augmentation de leur demande métabolique *via* une augmentation de la consommation de nourriture. Il semble bien, comme l'indique les résultats sur la croissance en poids, que la quantité de nourriture présente dans les enclos n'ait pas été suffisante pour permettre aux ombles de fontaine ainsi qu'aux meuniers noirs de combler leur demande catabolique en

énergie (leur permettant de se maintenir). L'analyse du contenu des tractus digestifs vient confirmer cette hypothèse puisque la majorité des estomacs des ombles et des meuniers était vide. De plus, pour l'Ombre de fontaine, une hypothèse alternative peut être apportée. Il se peut que la demande énergétique et la ventilation associée au système circulatoire soient devenues trop grandes sous les conditions de température rencontrées durant l'expérience, restreignant ainsi l'apport d'oxygène aux muscles. Ce phénomène a pu faire en sorte que les ombles de fontaine ont diminué leur taux d'ingestion de la nourriture, dû à une baisse dans leur taux métabolique actif, causant ainsi une inhibition de leur croissance. Cependant, une perte de poids a aussi été observé chez les meuniers noirs qui auraient dû démontrer une croissance sous les conditions de température observées durant l'expérience. Par conséquent, nous croyons que conjointement avec les introductions accidentelles dans trois enclos littoraux, que la prédation exercée par les poissons sur les proies benthiques ait été trop intense par rapport à la quantité de nourriture présente dans les enclos.

Plusieurs études ont démontré que l'abondance des proies invertébrées retrouvées dans les habitats littoraux des petits lacs des régions tempérées connaissait des fluctuations saisonnières importantes (Tableau 18). De façon générale, l'abondance des invertébrés benthiques est maximale au début de l'été (mois de mai et début juin) et diminue par la suite pour atteindre son niveau le plus bas en juillet et au début d'août. Le moment de l'année où s'est déroulé notre expérience coïncide donc avec la période où la densité des organismes benthiques était probablement à son plus bas niveau, ce qui vient appuyer notre hypothèse concernant l'épuisement de la ressource benthique pendant les 20 jours d'expérience. Il faut mentionner ici qu'un suivi de la ressource benthique durant le déroulement de l'expérience nous aurait permis de vérifier cette hypothèse plus directement. Cependant, dû à la distribution contagieuse des invertébrés benthiques (caractéristique souvent observée chez ce type de communauté), la taille de l'échantillonnage requise pour diminuer la variation entre

Tableau 18: Variation saisonnière dans l'abondance des proies invertébrées retrouvées dans les habitats littoraux.

	Biomasse totale des proies (mg poids sec/m ²)							
	Wohlschlag (1950) ^a		Gerking (1962) ^a	Phoenix (1976) ^a	Mittelbach (1981) ^a			Rodriguez et Magnan ^b (1993)
	Végétation (<i>Scirpus</i>)	Marne dénudé	Végétation (<i>Chara</i>)	Végétation (<i>Eleocharis</i>)	Végétation (<i>Scirpus</i>)	Marne dénudé		Gyttja
Mai	359	29	---	---	1319	962	1314	
Juin	329	30	---	281	1473	299	1086	
Juillet	257	181	1320	85	1428	278	650	
Août	332	156	817	42	801	486	939	

^aDonnées tirées de Mittelbach (1981).

^bBiomasse moyenne provenant de trois lacs (Marnac, 1985, 1986; Sauterelle, 1985 et Vautour, 1985) de la réserve Mastigouche, Québec.

¹Donnée non disponible.

les échantillons aurait sans doute été trop élevée et une analyse quantitative et qualitative de la ressource alimentaire aurait été impossible à réaliser dans des délais raisonnables.

Il semble donc qu'une densité de poissons trop élevée, couplée à une ressource alimentaire restreinte, aient conduit à une sous-alimentation des ombles et des meuniers retrouvés dans les enclos de la zone littorale. La rareté des proies a fait en sorte que les ombles et les meuniers n'ont pas été capables d'acquérir suffisamment de nourriture pour leur permettre de maintenir une croissance soutenue pendant toute la durée de l'expérience. En conséquence, la diminution en poids et la quantité de lipides mesurées reflétaient davantage les performances des espèces à se maintenir en période de disette alimentaire plutôt que de refléter les performances relatives de celles-ci à s'alimenter de zoobenthos en zone littorale. C'est probablement ce qui explique une perte en poids et une quantité de lipides non corrélées aux densités et espèces de poissons rencontrés dans les différents enclos.

5.1.2 Zone pélagique

En zone pélagique, bien qu'aucun effet compétitif n'ait été détecté, les ombles et les meuniers ont affiché une croissance en poids durant les 20 jours d'expérience. L'approche des régressions multiples n'a révélé aucun effet des espèces et densités de poissons sur les longueurs moyennes et les densités des deux principaux genres de cladocères retrouvés dans les enclos pélagiques. Ce résultat semble contradictoire à ce qui est normalement observé en nature entre les poissons et leurs proies. Plusieurs études ont démontré que la prédation exercée par les poissons sur les organismes zooplanctoniques pouvait modifier considérablement la structure de ces communautés (e.g. Johansson, 1987; Magnan, 1988, 1989; Persson et Greenberg, 1990a; Rodriguez *et al.*, 1993 et plusieurs autres). À titre d'exemple, l'étude de Rodriguez *et al.* (1993) a démontré l'influence de la composition des espèces de poissons et des variables abiotiques sur la structure des communautés de cladocères dans 43 lacs du bouclier laurentien. Ces chercheurs ont observé

que l'abondance et les longueurs moyennes des cladocères étaient principalement influencées par la présence du Meunier noir. Dans les lacs contenant du Meunier noir et de l'Omble de fontaine, la longueur moyenne des *Holopedium* diminuait et l'abondance des bosmidés augmentait par un facteur de quatre en comparaison avec les lacs contenant seulement de l'Omble; l'abondance des grands *Holopedium* (> 1.2 mm) était réduite de 71-81%, suggérant une prédation sélective en fonction de la taille. Les auteurs conclurent que l'impact du Meunier noir sur *Holopedium* paraissait être à deux niveaux: premièrement, un impact direct des meuniers sur les populations d'*Holopedium* et deuxièmement, un impact indirect *via* un changement de niche alimentaire des ombles de fontaine du zoobenthos au zooplancton en présence du Meunier noir durant la saison estivale, ce qui faisait en sorte que la prédation sur *Holopedium* (proies zooplanctoniques préférées des ombles) était accrue (Rodriguez *et al.*, 1993).

Dans notre expérience, bien que la quantité de nourriture disponible ait permis aux deux espèces d'augmenter leur masse corporelle pendant les 20 jours d'expérience, il est possible que le taux de prédation exercée par les poissons sur la ressource zooplanctonique ait été supérieur au taux de passage des organismes de l'extérieur vers l'intérieur des enclos. Ainsi, il devenait difficile d'évaluer l'impact de la composition des espèces et densités de poissons sur la taille et la densité des organismes zooplanctoniques puisque les poissons consommaient probablement les proies au fur et à mesure qu'elles pénétraient dans les enclos. C'est probablement aussi ce phénomène de surexploitation de la ressource alimentaire (surtout aux fortes densités de poissons) qui n'a pas permis à la compétition intra- et interspécifique de se manifester par l'intermédiaire des performances relatives des deux espèces à s'alimenter de zooplancton.

Pour expliquer la réduction de l'abondance des daphnies et *Holopedium* à l'intérieur des enclos, l'explication apportée ci-haut ne demeure qu'une hypothèse. Bien que l'abondance de ces deux espèces de cladocères ait été réduite de 58% à l'intérieur des enclos

en comparaison à l'extérieur, la taille de ceux-ci n'a pas été réduite (p.24), ce qui ne concorde pas avec le comportement attendu d'un prédateur visuel. Ainsi, l'hypothèse alternative d'un "effet d'enclos" est plausible. Par exemple, une réduction de la quantité ou de la productivité du phytoplancton à l'intérieur des enclos pourrait expliquer la diminution de 58% observée dans l'abondance des daphnies et *Holopedium*.

5.2 Été 1993

5.2.1 Zone littorale

En zone littorale, il semble que les variations dans les conditions du milieu n'aient pas influencé les interactions compétitives entre l'Ombre de fontaine et le Meunier noir. Les mesures de croissance en poids et de quantité de lipides associés aux viscères n'ont pas varié significativement entre les individus retrouvés en situation d'allopatrie et de sympatrie. Il semble bien, comme à l'été 1992, que la quantité de nourriture présente dans les enclos n'ait pas été suffisante pour permettre aux ombles de fontaine et aux meuniers noirs de combler leur demande en énergie leur permettant de se maintenir durant les 20 jours d'expérience. Pour l'Ombre de fontaine, une perte en poids a même été observée au mois de septembre où les conditions de température pour la croissance étaient optimales et où la densité des proies benthiques aurait dû être plus élevée. L'examen des tractus digestifs vient confirmer cette hypothèse puisque la majorité des estomacs des poissons était vide. Ainsi, les mesures de croissance recueillies exprimant les performances des ombles de fontaine et des meuniers noirs à s'alimenter de zoobenthos ont reflété davantage la capacité des deux espèces à se maintenir en période de sous-alimentation; capacité qui était directement reliée au métabolisme contrôlé par la température. C'est probablement pourquoi, chez l'Ombre de fontaine, la perte en poids fut moins importante en septembre dû à une demande en énergie associée au maintien de l'espèce moins élevée sous les conditions de température observées à

cette période de l'année. Une autre explication possible de cette perte en poids moins importante au mois de septembre peut être reliée au métabolisme spécifique qui décroît avec une augmentation de la masse (Peters, 1983). La taille moyenne des ombles en septembre (≈ 14.4 g) était environ 27% plus élevée que celle des ombles des mois précédants (≈ 11.3 g), ce qui pourrait expliquer le taux de décroissance plus faible.

Pour le Meunier noir, au mois de juillet, nous avons observé une tendance en faveur d'une croissance en poids et d'une quantité de lipides associés aux viscères plus élevées en allopatrie qu'en sympatrie. Il est possible ici que l'absence d'une différence significative soit due aux petits nombres d'individus utilisés, ce qui favorise une erreur de type II (i.e. le fait de ne pas rejeter H_0 lorsqu'en réalité elle est fausse).

5.2.2 Zone pélagique

Sous des conditions de température et de disponibilité de la nourriture moins ou non limitante (mois de juillet), aucune interaction compétitive n'a été observée entre l'Ombre de fontaine et le Meunier noir. Cependant, lorsque la disponibilité de la ressource devenait plus limitante pour des conditions de températures similaires (mois d'août), il semble que l'Ombre de fontaine ait eu un impact compétitif significatif sur le Meunier noir. Comme l'indique nos résultats, le gain en poids et la quantité de lipides associés aux viscères étaient significativement plus élevés chez les meuniers retrouvés en allopatrie comparativement à ceux retrouvés en sympatrie. De plus, il semble bien que la compétition alimentaire sur le zooplancton entre l'Ombre de fontaine et le Meunier noir puisse être asymétrique étant donné qu'aucun impact significatif de la présence du Meunier noir n'a été détecté sur la croissance des ombles de fontaine. Cette dernière constatation semble supporter l'hypothèse d'une supériorité de l'Ombre de fontaine sur le Meunier noir pour une compétition sur le zooplancton. Il faut cependant mentionner que même si nos résultats sur la croissance en poids n'indiquent aucun effet compétitif du Meunier noir sur l'Ombre de

fontaine, on peut tout de même observer une tendance très claire en faveur d'une quantité de lipides associés aux viscères qui est toujours plus élevée chez les ombles retrouvés en allopatric; le même phénomène étant aussi remarqué pour le Meunier noir au mois de juillet. Cela s'explique par le fait que l'utilisation de la croissance en poids humide est une méthode relativement simple pour évaluer l'impact compétitif d'une ou de plusieurs espèces les unes par rapport aux autres. Cependant, cette méthode est limitée parce qu'elle exclut les changements en protéines, en lipides, en carbohydrates, en humidité, etc. contenus dans le corps des animaux. Chez les poissons, les lipides sont considérés comme étant une réserve d'énergie temporaire et la quantité emmagasinée dépend directement d'un surplus d'énergie provenant de la nourriture. Pour ces raisons, le contenu en lipides nous fournit une indication beaucoup plus sensible que la croissance en poids humide en rapport avec la performance que possède un poisson à s'alimenter sur différents types de proies sous différentes conditions biotiques et abiotiques. De plus, il est bien connu qu'une augmentation de la réserve en lipides est souvent accompagnée d'une diminution du contenu en eau (Niimi et Beamish, 1974). Il semble que ce phénomène ait aussi été constaté dans cette étude lorsque l'on compare la quantité de lipides associés aux viscères au pourcentage en humidité contenue dans la carcasse des poissons d'une même espèce soumise aux mêmes conditions biotiques et abiotiques. Une durée des expériences plus longue nous aurait sans doute permis d'évaluer plus justement l'existence d'interactions compétitives entre les deux espèces au niveau des réserves en lipides.

Comme démontré chez d'autres ectothermes, le taux d'alimentation des poissons dépend largement de la température (Persson, 1986). Cette affirmation suggère que la température peut avoir un effet sur la compétition par exploitation dû au fait que différentes espèces de poissons possèdent des températures optimales de croissance souvent très différentes. Il est donc justifié de penser que la température peut altérer les interactions compétitives entre l'Ombre de fontaine et le Meunier noir qui possèdent des températures

optimales pour la croissance différentes (Omble de fontaine: 14°C, Meunier noir: 24°C; données tirées de Lacasse et Magnan, 1993). Pour les meuniers noirs, les conditions de température rencontrées au mois de septembre étaient d'environ 11°C inférieures à sa température optimale pour la croissance. La diminution de la croissance en poids observée en zone pélagique chez les meuniers pour cette période de l'année semble être en accord avec Davaine et Beall (1992) qui mentionnent que lorsqu'un poisson est exposé à de faibles températures, il y a diminution du taux de digestion (causée par un ralentissement du métabolisme) qui peut devenir un facteur limitant à l'entrée de la nourriture, causant par le fait même une diminution de la croissance et ce, peu importe l'abondance des proies.

Il est également possible que l'effet de la température sur le métabolisme des poissons ait supplanté l'effet qu'a engendré une diminution de la disponibilité de la ressource zooplanctonique sur les interactions compétitives entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir. Chez le Meunier noir, l'effet inhibiteur de la température sur le métabolisme a peut-être contribué à diminuer la quantité de nourriture requise au maintien de l'espèce, ce qui aurait fait en sorte que l'impact de l'Omble sur la croissance du Meunier (*via* un effet sur la ressource zooplanctonique disponible) ait été évincé. Une baisse significative dans la croissance en poids du Meunier noir en situation de ressource alimentaire moins limitante au mois de septembre vient appuyer cette hypothèse. Cependant, il est aussi possible que l'impact de l'Omble de fontaine sur la disponibilité de la ressource zooplanctonique n'est pas été assez important pour engendrer une réponse dans la croissance du Meunier noir. Cela est plausible puisque les conditions de température observées dans la deuxième partie de l'expérience (13-10°C) étaient situées sous la température optimale pour la croissance de l'Omble de fontaine causant ainsi un abaissement du métabolisme, ce qui a probablement engendré une réduction du taux d'alimentation. Une croissance en poids différentielle en zone pélagique entre les mois de juillet et septembre vient appuyer la dernière affirmation

puisque seul la température variait entre ces deux mois, la quantité de la nourriture étant demeurée relativement semblable.

Finalement, il a été difficile d'évaluer de façon précise l'effet de la température sur les interactions compétitives entre l'Ombre de fontaine et le Meunier noir en zone pélagique. Les enclos permettaient aux poissons d'aller effectuer de la thermorégulation comportementale après avoir consommé de la nourriture afin de maximiser leur taux d'assimilation et avoir, par le fait même, une meilleure croissance. Cependant, la situation retrouvée dans les enclos s'apparentait davantage à celle en nature, ce qui procurait une image plus réaliste de la relation entre la croissance des individus (directement contrôlée par la température et l'accès à la nourriture) et les facteurs environnementaux; cette relation étant dominée principalement par la consommation de la nourriture.

CONCLUSION

D'un point de vue statistique, plusieurs résultats obtenus dans cette étude peuvent paraître triviaux. Cependant, ce projet aura contribué à tester certaines méthodes et à mettre en lumière le rôle de certains facteurs écologiques, connaissances qui seront utiles dans la poursuite de ce programme de recherche. D'abord, nos résultats suggèrent que la densité de poissons choisie durant les expériences était trop élevée. Des expériences futures devraient tenir compte des densités naturelles de poissons retrouvés dans les lacs, ce qui éviterait probablement l'épuisement de la ressource dans les enclos. L'utilisation d'enclos plus grands et fermés permettrait aussi de reproduire à une échelle réduite l'écosystème naturel et les résultats obtenus refléteraient davantage les différentes interactions présentes entre les niveaux trophiques. En ce qui concerne les indicateurs de la croissance, cette étude suggère que l'utilisation du contenu en lipides est un complément non négligeable à la croissance en poids pour évaluer l'efficacité du comportement alimentaire d'un poisson dans différents habitats et sous différentes conditions du milieu. De plus, nos résultats supportent l'hypothèse d'une supériorité de l'Omble de fontaine sur le Meunier noir pour une compétition sur le zooplancton sous des conditions de disponibilité de la nourriture plus limitante. Enfin, l'Omble de fontaine et le Meunier noir possédant des températures optimales pour la croissance différentes, des études ultérieures devraient tenir compte de l'effet de la température sur le métabolisme de ceux-ci. Cet effet pourrait modifier les interactions compétitives entre l'Omble de fontaine et le Meunier noir en affectant leur efficacité d'alimentation (par exemple une augmentation ou diminution du taux d'ingestion de la nourriture) dans un habitat donné.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beamish, F. W. H., A. J. Niimi & P. F. K. P. Lett. 1975. Bioenergetics of teleost fishes: environmental influences. In L. Bolis, H. P. Maddrell & K. Schmidt-Nielsen (Éds.). *Comparative physiology - Functional aspects of structural materials*. North-Holland Publishing Company.
- Chabot, J. & N. David. 1986. La majuscule dans la nomenclature biologique. *Can. J. Zool.* 64: 2072-2073.
- Christie, W. W. (Éd.). 1973 *Lipid analysis*. Pergamon Press Ltd., Oxford.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Amer. Nat.* 122: 661-696.
- Davaine, P. & E. Beall. 1992. Relationships between temperature, population density, and growth in a seatrout population, *Salmo trutta*, L. of the Kerguelen Islands. *J. Mar. Sci.* 49: 445-451.
- Diamond, J. M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Amer. Sci.* 66: 322-331.
- Gatz, A. J. Jr. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 21(2): 91-124.
- Hamrin, S. F. & L. Persson. 1986. Asymmetrical competition between age classes as a factor causing population oscillations in an obligate planktivorous fish species. *Oikos* 47: 223-232.

- Hanson, J. M. & W. C. Leggett. 1985. Experimental and field evidence for inter- and intraspecific competition in two freshwater fishes. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 42: 280-286.
- Hanson, J. M. & W. C. Leggett. 1986. Effect of competition between two freshwater fishes on prey consumption and abundance. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 43: 1363-1372.
- Harnois, E., R. Couture et P. Magnan. 1992. Variation saisonnière dans la répartition des ressources alimentaires entre cinq espèces de poissons en fonction de la disponibilité des proies. *Can. J. Zool.* 70: 796-803.
- Johansson, L. 1987. Experimental evidence for interactive habitat segregation between roach, *Rutilus rutilus* and rudd, *Scardinius erythrophthalmus* in a shallow eutrophic lake. *Oecologia* 73: 21-27.
- Lacasse, S. & P. Magnan. 1992. Biotic and abiotic determinants of diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.*: 1001-1009.
- Lacasse, S. & P. Magnan. 1993. Distribution post-glaciaire des poissons dans le bassin hydrographique du fleuve Saint-Laurent: impact des interventions humaines. Université du Québec à Trois-Rivières, pour le ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec. Rapport technique. 68 p.
- Langeland, A., J. H. L'Abbée-Lund, B. Jonsson & N. Jonsson. 1991. Resource partitioning and niche shift in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and Brown trout, *Salmo trutta*. *J. Anim. Ecol.* 60: 895-912.
- Lynch, M. 1978. Complex interactions between natural coexploiters-*Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Ecology* 59: 552-564.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 45: 999-1009.

- Magnan, P. 1989. The impact of cyprinid and catostomid introductions on brook charr, *Salvelinus fontinalis*, populations: a review. *Physiol. Ecol. Japan, Spec.* 1: 337-356.
- Magnan, P. & G. J. FitzGerald. 1982. Resource partitioning between brook trout, *Salvelinus fontinalis*, Mitchill, and creek chub, *Semotilus atromaculatus*, Mitchill, in selected oligotrophic lakes of southern Quebec. *Can. J. Zool.* 60: 1612-1617.
- Magnan, P. & G. J. FitzGerald. 1984. Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, *Salvelinus fontinalis*, Mitchill, when living sympatrically with creek chub, *Semotilus atromaculatus*, Mitchill. *Can. J. Zool.* 62: 1548-1555.
- Magnan, P. & E. D. Stevens. 1993. Pyloric caecal morphology of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in relation to diet. *Environ. Biol. Fish.* 36: 205-210.
- Mittelbach, G. G. 1981. Patterns of invertebrates size and abundance in aquatic habitats. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 38: 896-904.
- Niimi, A. J. & W. H. Beamish. 1974. Bioenergetics and growth of largemouth bass, *Macropterus salmoides*, in relation to body weight and temperature. *Can. J. Zool.* 52: 447-456.
- Nilsson, N. A. & T. G. Northcote. 1981. Rainbow trout, *Salmo gairdneri*, and cutthroat trout, *Salmo clarki* interactions in coastal British-Columbia lakes. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 38: 1228-1246.
- Persson, L. 1985. Asymmetrical competition: are larger animals competitively superior. *Amer. Nat.* 126(2): 261-266.
- Persson, L. 1986. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach, *Rutilus rutilus* and perch, *Perca fluviatilis*: implications for coexistence between poikilotherms. *J. Anim. Ecol.* 55: 829-839.
- Persson, L. 1987a. The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos* 48: 148-160.

- Persson, L. 1987b. Effects of habitat and season on competitive interactions between roach, *Rutilus rutilus*, and perch, *Perca fluviatilis*. *Oecologia* 73: 170-177.
- Persson, L. 1987c. Competition-induced diet shift in young-of-the-year perch, *Perca fluviatilis*: an experimental test of resource limitation. *Environ. Biol. Fish.* 19(3): 235-239.
- Persson, L. & L. A. Greenberg. 1990a. Interspecific and intraspecific size class competition affecting resource use and growth of perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos* 59: 97-106.
- Persson, L. & L. A. Greenberg. 1990b. Juvenile competitive bottlenecks: the perch, *Perca fluviatilis*-roach, *Rutilus rutilus* interaction. *Ecology* 71(1): 44-56.
- Peters, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Prejs, A. & K. Prejs. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia* 71: 397-404.
- Rodriguez, M. A. & P. Magnan. 1993. Community structure of lacustrine macrobenthos: do taxon-based and size-based approaches yield similar insights? *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 50(4): 800-815.
- Rodriguez, M. A., P. Magnan & S. Lacasse. 1993. Fish species composition and lake abiotic variables in relation to the abundance and size structure of cladoceran zooplankton. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 50(3): 638-647.
- Rotenberry, J. T. 1980. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment? *Ecol. Monogr.* 50(1): 93-110.
- Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. *Amer. Nat.* 122: 583-601.

- Sale, P. F. 1979. Habitat partitioning and competition in fish communities In H. Clepper (Éd.). *Predator-prey systems in fisheries management*. Washington D. C.: Sport Fishing Institute. pp. 323-329.
- Scherrer, B. 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin (Éd.).
- Schmitt, R. J. & S. J. Holbrook. 1986. Seasonally fluctuating resources and temporal variability of interspecific competition. *Oecologia* 69: 1-11.
- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Amer. Sci.* 70: 586-595.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Amer. Nat.*: 122: 240-285.
- Simberloff, D. 1983. Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords. *Amer. Nat.*: 626-635.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1981. *Biometry* (2nd ed.). W. H. Freeman and Co. (Éds.), San Francisco, C. A.
- Spitze, K. 1985. Functional response of an ambush predator, *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *Ecology* 33: 939-949.
- Strong, D. R. Jr. 1983. Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. *Amer. Nat.*: 636-659.
- Thompson, D. J. 1978. Towards a realistic predator-prey model: the effect of temperature on the functional response and life history of larvae of damselfly, *Ischnura elegans*. *J. Anim. Ecol.* 47: 757-767.
- Thomson, J. D. 1980. Implications of different sorts of evidence for competition. *Am. Nat.* 116: 719-726.
- Tremblay, S. & P. Magnan. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout, *Salvelinus fontinalis* and white sucker, *Catostomus commersoni*. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 48: 857-867.

- Vollestad, L. A. 1985. Resource partitioning of roach, *Rutilus rutilus* and bleak, *Alburnus alburnus* in two eutrophic lakes in SE Norway. *Holarct. Ecol.* 8: 88-92.
- Werner, E. E. 1986. Species interactions in freshwater fish communities. In J. D. Diamond and T. J. Case (Éds.), *Community Ecology*. New York. pp 344-358.
- Werner, E. E. & D. J. Hall. 1976. Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. *Science (Wash., D. C.)* 191: 404-406.
- Werner, E. E. & D. J. Hall. 1977. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology* 58: 869-876.
- Werner, E. E. & D. J. Hall. 1977a. Response to V.C. Maiorana. *Science* 195: 94-95.
- Werner, E. E. & D. J. Hall. 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology* 60(2): 256-264.
- Werner, E. E. & D. J. Hall. 1988. Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off. *Ecology* 69(5): 1352-1366.
- Werner, E. E. & G. G. Mittelbach. 1981. Optimal foraging: field tests of diet choice and habitat switching. *Amer. Zool.* 21: 813-829.
- Werner, E. E., D. J. Hall, D. R. Laughlin, D. J. Wagner, L. A. Wilsmann & F. C. Funk. 1977. Habitat partitioning in a freshwater fish community. *J. Fisheries Res. Board Can.* 34: 360-370.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *Amer. Sci.* 65: 590-597.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical analysis* (2nd. ed.). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.